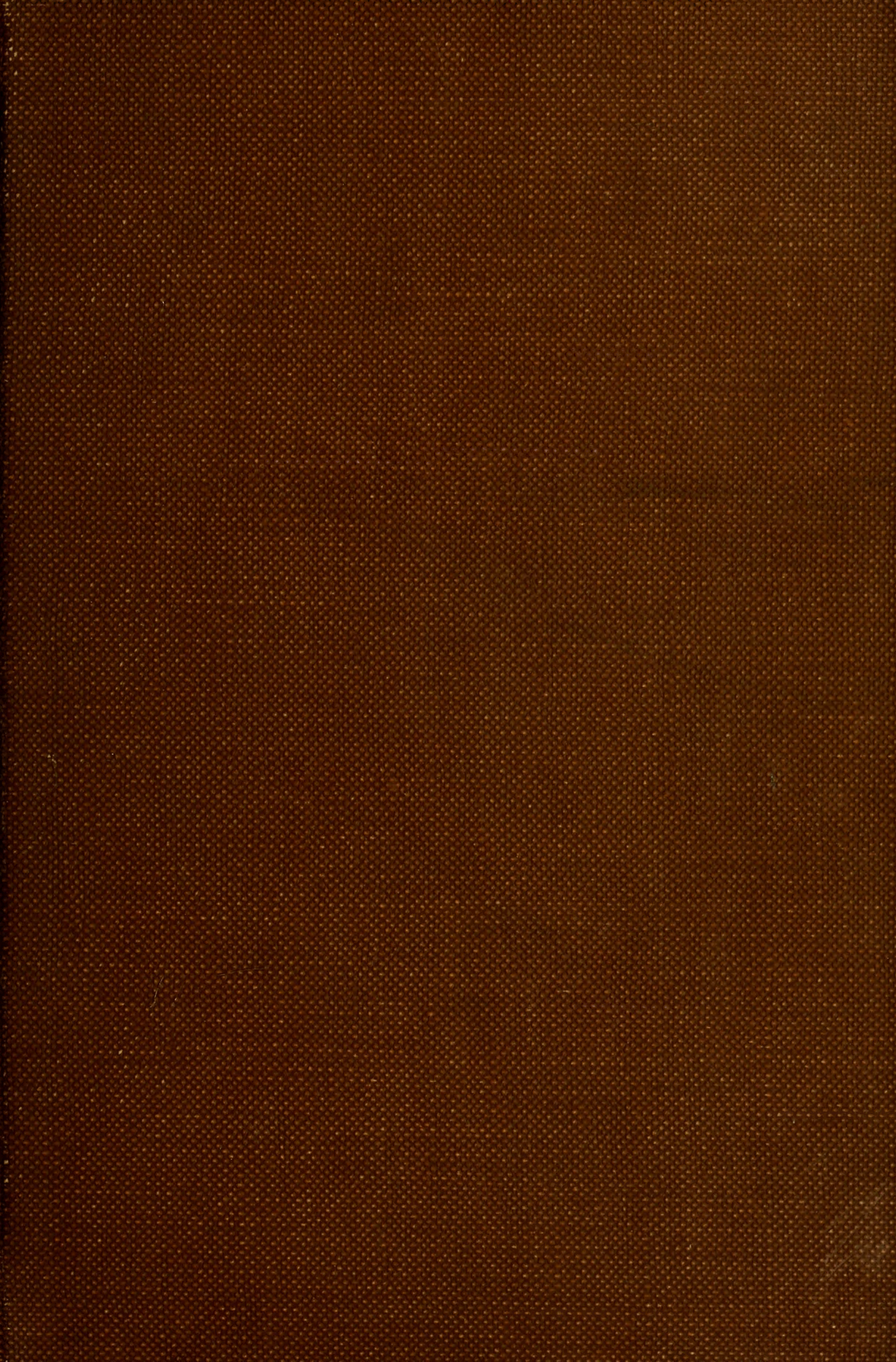
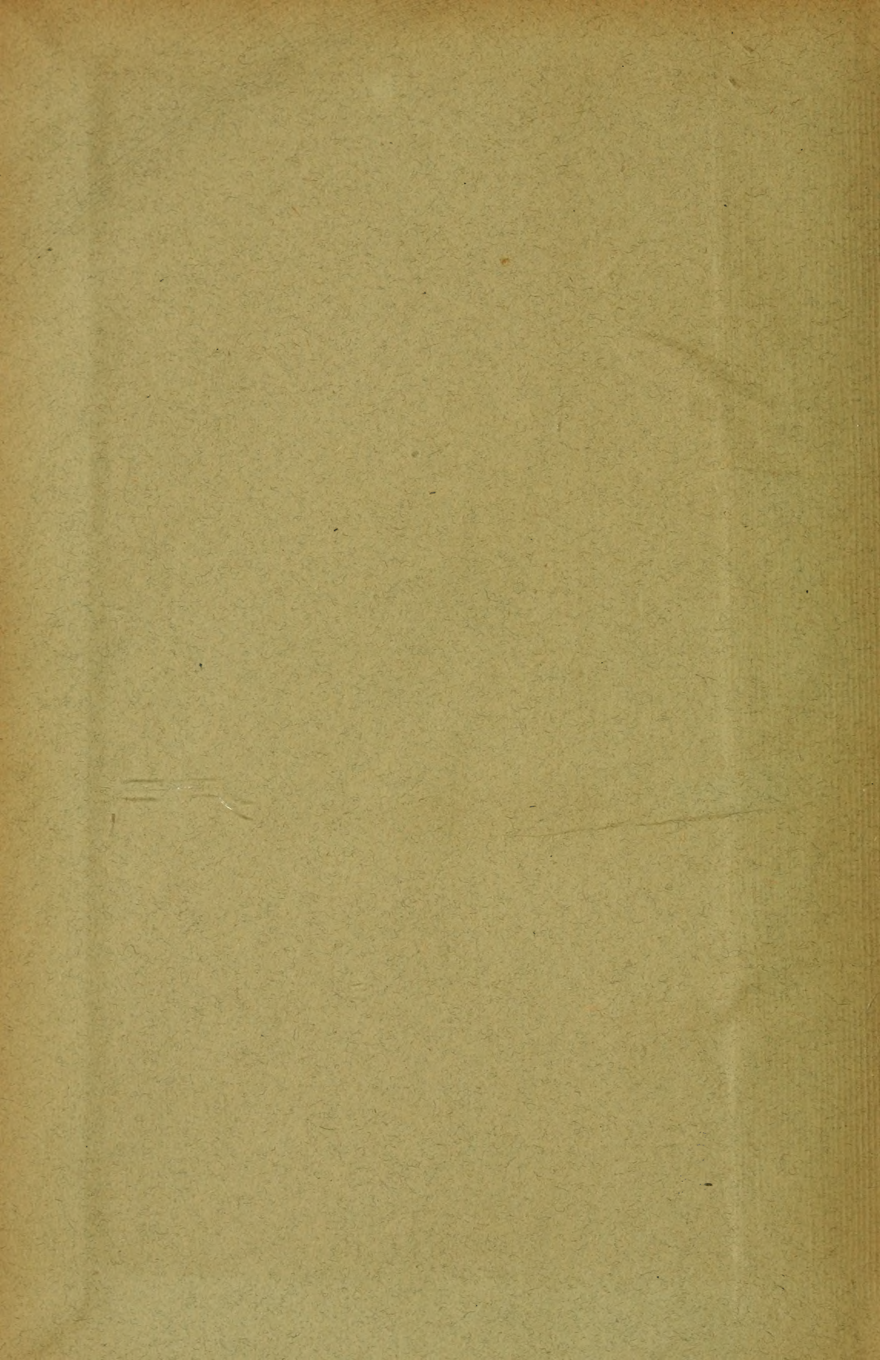
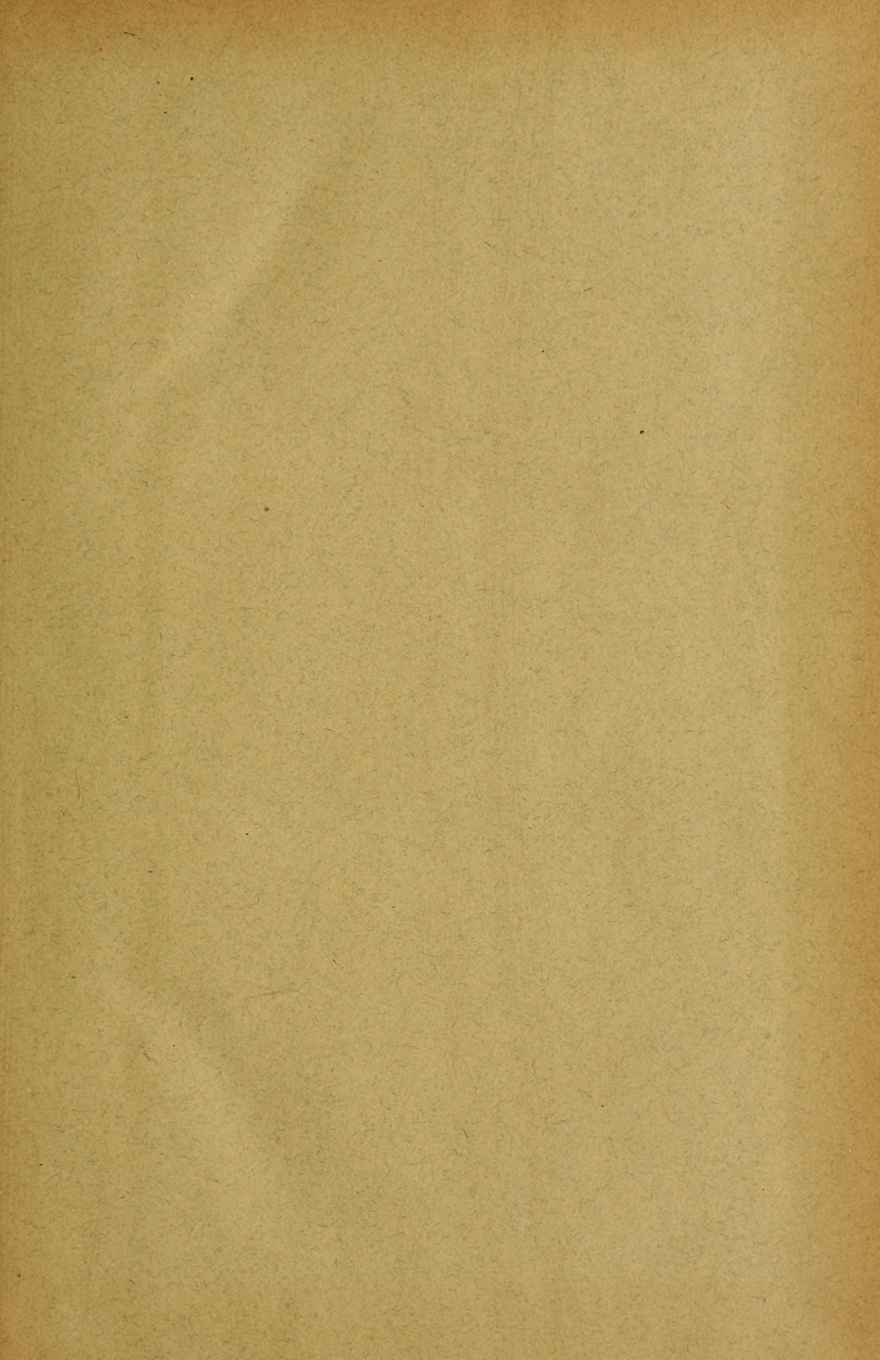
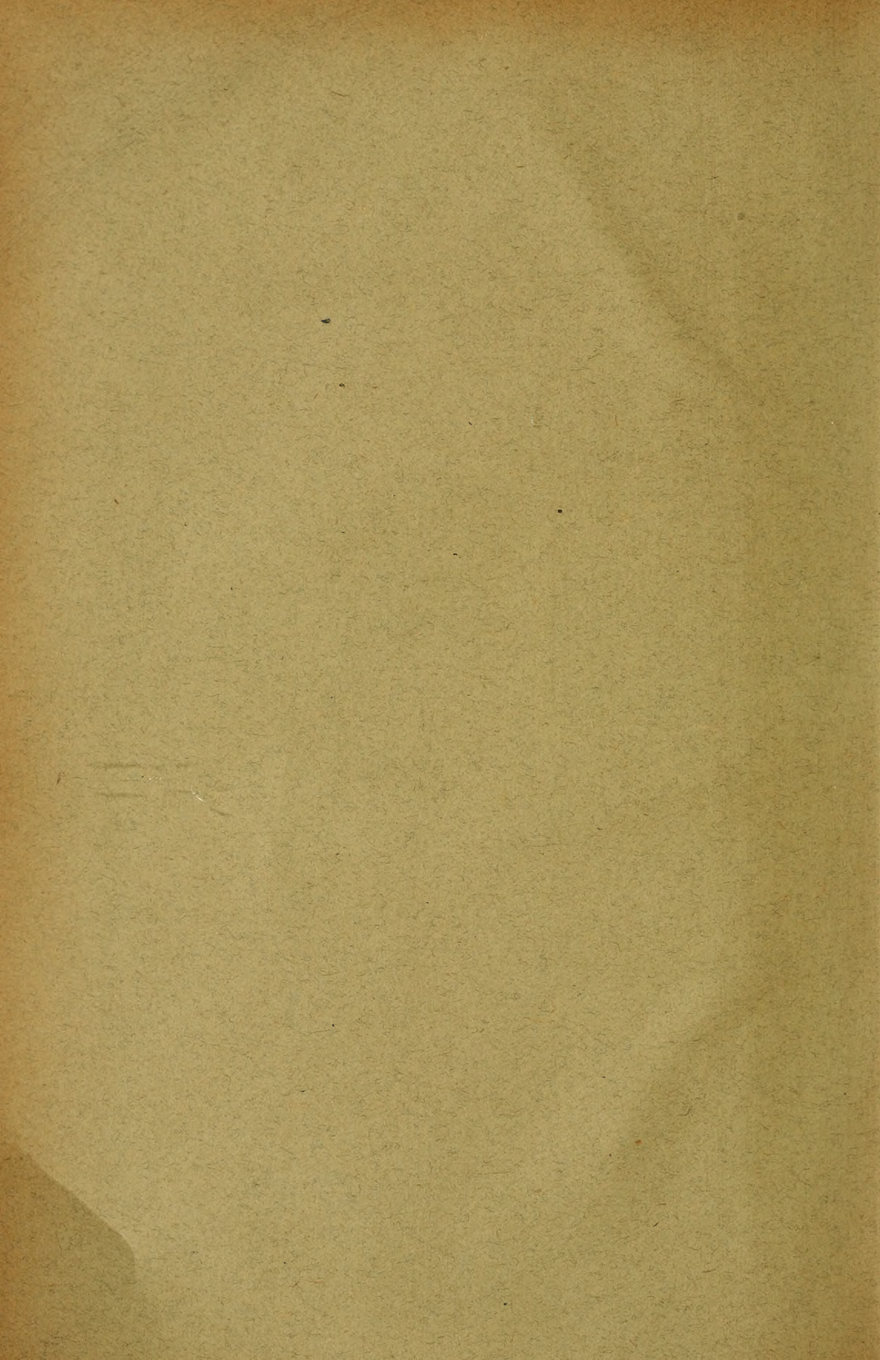








ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. von Waldeyer-Hartz**

in Berlin

Dreiundneunzigster Band

II. Abteilung

Mit 12 Tafeln und 25 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1920

Druck von H. Laupp jr in Tübingen.



Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft.

Ausgegeben am 16. Mai 1919.

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben am 20. November 1919.

Viertes Heft.

Ausgegeben am 28. Februar 1920.



Ueber die Samenkörper der Libellen.

II. Die Spermien der Agrioniden.

Von

E. Ballowitz in Münster i. W.

Hierzu Tafel I und 4 Textfiguren.

Dem ersten Teil [1]) meiner Studien über den feineren Bau der Samenkörper der Libellen, welcher die Aeschniden behandelte, lasse ich jetzt den zweiten Teil, der die Agrioniden zum Gegenstande hat, folgen.

Aus dieser Libellen-Familie berücksichtigte ich vorwiegend die beiden bei uns vorkommenden schön gefärbten Arten der Gattung Calopteryx, nämlich C. splendens Harr. und C. virgo L., von denen mir sehr zahlreiche frisch gefangene, lebende Exemplare zur Verfügung standen. Hauptsächlich untersuchte ich die reifen Spermien aus dem Hoden der Männchen, gelegentlich auch diejenigen des Receptaculums der Weibchen. Alle Tiere wurden erst kurz vor der Präparation getötet.

Zum Vergleich zog ich noch mehrere Spezies der artenreichen Gattung Agrion heran, von denen aber nur Agrion elegans Linden, A. speziosum Sharp und A. pulchellum Linden bestimmt wurden.

Von Lestes viridis Linden gelangten nur im Herbst 1915 einige Exemplare in meine Hände.

Die Samenkörper der beiden Arten von Calopteryx, welche ich zunächst beschreiben will, lassen sich kaum voneinander unter-

[1]) E. Ballowitz, Ueber die Samenkörper der Libellen. I. Die Spermien und Spermiozeugmen der Aeschniden. Mit Taf. I und II und 8 Textfiguren. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 90, Abteilung II, 1918.

scheiden; bei C. virgo L. sind sie nur eine Spur größer. Ihre Struktur ist bei beiden wesentlich anders als bei den Aeschniden, welche ich im ersten Teil dieser Abhandlungen beschrieben habe [1]).

Zwar sind sie, wie diejenigen der Aeschniden, auch nur klein. Ihre Länge beträgt bei C. splendens Harr., an dem nicht gerade gestreckten, noch mit den Einbiegungen versehenen Körper gemessen, 0,045—0,053 mm, wobei 0,01—0,013 mm auf den Kopf und 0,035—0,045 mm auf die Geißel entfallen. In Fig. 1 b der Tafel ist ein Samenkörper von Calopteryx splendens Harr. in dem gleichen Größenverhältnis dargestellt, wie die Abbildungen der Tafeln in meinen älteren Abhandlungen über Insektenspermien [2]). In Fig. 1 a der Tafel ist derselbe Körper nach der Zeißschen homogenen Immersion 1,5 mm, Apert 1,30, Kompensations-Okular Nr. 12 etwa 3 mal so groß gezeichnet. Die Fig. 8—17 und 22—25 sind in etwas kleinerem Maßstabe, als letztere, ausgeführt.

Der wesentliche Unterschied liegt darin, daß die Calopteryx-Spermien einen auffällig spiraligen Aufbau besitzen, während bei den Aeschniden die Geißelfasern parallel nebeneinander liegen, worauf ich in meiner vorläufigen Mitteilung [3]) schon hingewiesen habe. Spiralig strukturierte Samenkörper sind bei den Insekten selten. Ich fand sie bis jetzt nur bei Panorpa [4]) auf, allerdings von anderer Zusammensetzung als bei den Agrioniden.

Dazu kommt, daß auch die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf, dort, wo die Zentriolen (Zentralkörper) zu suchen sind, bemerkenswerte Eigentümlichkeiten aufweisen, so daß die Spermien der Agrioniden ein besonderes Interesse beanspruchen können.

Kopf und Geißel, die beiden Hauptteile, aus denen sich der Samenkörper von Calopteryx zusammensetzt, sind spiralig gedreht. Am wenigstεn fällt die spiralige Drehung an dem kleinen Kopfe

---

[1]) l. c.

[2]) Vgl. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten. I. Coleopteren. Ztschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 50, 1890.— Derselbe, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Ztschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 60.

[3]) E. Ballowitz, Spermiozeugmen bei Libellen. Mit 13 Textfiguren. Biologisches Zentralblatt, Bd. XXXVI, Nr. 5, 20. Mai 1916.

[4]) E. Ballowitz, Ueber eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII, 1914.

auf, der nur $1^3/_4$ flache Windungen zeigt (Fig. 1—5 der Tafel). Diese sind aber nur am ganz frischen Präparat stets vorhanden. Erweicht der Kopf durch Mazeration, so wird er oft geradlinig. Auch in Trockenpräparaten erscheint der Kopf meist geradegestreckt.

Am vorderen Kopfende läßt sich ein kurzes, vergängliches, sich meist blaß färbendes Spitzenstück nachweisen (Fig. 1, 6, 7, 8, 10, 17, 23 der Tafel). Wo sich dieses an den Kopf ansetzt, ist oft ein kleines, dunkel tingibles Pünktchen sichtbar. Vor dem letzteren kann an frischen Präparaten bei stärkster Vergrößerung noch eine kleine dunkle Stelle erkennbar werden. In den Mazerationen bleibt vom Spitzenstück oft nur eine kurze, feine, borstenartige Spitze übrig, die aber auch verschwinden kann. (Fig. 14, 16, 24 und 25 der Tafel.)

Der hintere Rand des Kopfes ist scharf abgesetzt und sieht etwas dunkler aus, besonders an mit Anilinfarben z. B. Gentianaviolett und Rosanilin, gefärbten Präparaten. Löst sich der Kopf auf, so tritt am hinteren Kopfrand bisweilen ein schmaler Ring sehr deutlich hervor, wie ich das öfter in mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten sah. Fig. 29 und 30 der Tafel sind nach solchen Präparaten gezeichnet und lassen den Ring außerordentlich scharf und deutlich erkennen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß der Ring der hinteren dunkleren Begrenzung des Kopfes entspricht. Ob er zu dem Kopfe selbst gehört, oder dem letzteren ursprünglich fremd und ihm nur fest angelagert ist, läßt sich schwer entscheiden. Ich werde darauf noch zurückkommen.

An der Geißel konnte ich eine sehr eigenartige Struktur nachweisen.

Zunächst ist auch sie spiralig eingebogen und läßt gewöhnlich im frischen Zustande 4—5 Windungen erkennen (Fig. 1 der Tafel), die breiter sind als die des Kopfes; die letzte ist gewöhnlich am breitesten. Es können aber noch mehr und kleinere Windungen vorhanden sein, auch kann sich die Geißel, besonders in Deckglas-Trockenpräparaten, mehr gerade strecken. Dies hängt jedenfalls mit den Kontraktions- bzw. Erschlaffungszuständen des Organes zusammen. Ich habe die Spermien des öfteren in lebhaftester Bewegung gesehen, die mich an diejenige der Singvögelspermien [1]) erinnerte.

[1]) E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Bau der kontraktilen Elemente. I. Teil. Die Spermatozoen der Vögel. Arch. f. mikroskopische Anatomie Bd. 32, 1888.

Sie äußerte sich in einer lebhaft zitternd-schlagenden Bewegung, wobei die Körper sich mit dem Kopfe voran vorwärts schraubten.



Textfig. 1. Textfig. 2.

Wenn die Bewegung sich mehr verlangsamt, sieht man ein lebhaftes Schlagen des hinteren Geißelendes.

Die Calopteryx-Spermien sind für Mazeration sehr geeignet, da sie in Kochsalzlösungen unter dem Deckglas leicht zerfallen. Bei ihrer Kleinheit und da es leicht gelingt, zahlreiche Körper in von Verunreinigungen freien Präparaten zu erhalten, werden die Zerfallbilder sehr klar und übersichtlich, vgl. Fig. 10—17 der Tafel und die Textfig. 1—4.

Zunächst löst sich von der Geißel in ganzer Ausdehnung eine Spiralfaser ab (vgl. Fig. 10 und 11 der Tafel), welche sich dunkel färbt und wesentlich dünner ist als der zurückbleibende Geißelrest, welchen letzteren ich als Stammfaser bezeichnen will. Durch genaue Einstellung ist leicht festzustellen (vgl. Fig. 10 und 11 der Tafel), daß die Faser in der Tat spiralig um die Geißel herumgeht und nicht etwa in Windungen einseitig an der Geißel herabläuft, wie es sonst allgemeiner bei Insektenspermien der Fall ist und bei Coleopteren [1]) von mir beschrieben wurde. Man erhält den Eindruck, daß nach Ablösung der Spiralfaser an der Stammfaser eine spiralige Furche erscheint, in welcher die Spiralfaser gelegen hat. In den Fig. 10,



Textfig. 3.

[1]) l. c.

11 und 12 der Tafel tritt diese Spiralfurche der Stammfaser in der Zeichnung vielleicht etwas zu deutlich hervor. Auch in nicht zu stark mit Gentianaviolett gefärbten, in Canadabalsam eingeschlossenen Deckglastrockenpräparaten, welche längere Zeit gelegen haben, ist die Spiralfaser deutlich und dunkler gefärbt, wie Fig. 17 der Tafel illustriert. Der übrige Teil der Geißel wird in diesen Trockenpräparaten ganz hell, schwach tingiert, saumartig, so daß es aussieht, als ob ein heller Saum an der dunklen Spiralfaser herabliefe. Diese Trockenpräparate können daher zu Trugschlüssen Veranlassung geben und sind für die Beurteilung nicht maßgebend, in ihnen haben durch den Eintrocknungsprozeß die feineren Reliefverhältnisse gelitten. Hierüber können nur frische, mit Anilinfarben gut tingierte, feucht liegende Mazerationen bei stärkster Vergrößerung und genauester Einstellung sicheren Aufschluß geben. Nach solchen Präparaten sind die Fig. 10. und 11 der Tafel gezeichnet, welche die spiralige Umwicklung auf das bestimmteste beweisen.



Textfig. 4.

Präparate, in denen nur der hintere Teil der Geißel in die beiden Fasern zerlegt ist, zeigen, daß die Spiralfaser etwas länger ist, als die Stammfaser und allein das letzte feine Ende der Geißel bildet (Fig. 11 der Tafel); ein eigentliches, scharf abgesetztes Endstück ist aber bei Calopteryx nicht vorhanden.

Etwas schwerer, als die Spiralfaser, oft aber auch gleichzeitig mit ihr, trennen sich noch zwei feine Fädchen von der Geißel ab, die gleichmäßig dünn, aber feiner sind und sich auch ein wenig schwächer färben, als die Spiralfaser. Fig. 13—16 der Tafel und Textfig. 1—4.

Ein oder beide Fädchen können dabei bald der Spiralfaser, bald der Stammfaser auf kleinere oder größere Strecken anhaften; Fig. 12 und 13 der Tafel und Textfig. 2. Bisweilen sieht es auch aus, als ob die Spiralfaser in 3 Fasern zerfiele, wenn die beiden Fädchen im Zusammenhang mit der ersteren geblieben sind. Vgl. Fig. 12 der Tafel und Textfig. 1. Derartige Bilder haben mich seinerzeit veranlaßt, in meiner vorläufigen Mitteilung [1]) zu sagen, daß die Spiralfaser in 3 Fasern zerfiele. Nach Untersuchungen, besonders an Calopteryx virgo L., bin ich aber zu der Ueberzeugung gekommen, daß die beiden Fibrillen mehr selbständig sind und nicht lediglich durch Zerfall der Spiralfaser entstehen. Sie erinnern mich an zwei ähnlich selbständige, isoliert zur Ablösung kommende Fibrillen, welche ich früher [2]) an den Spermien des Wasserkäfers Hydrophilus beschrieben habe.

Damit nicht genug, läßt sich auch an der Stammfaser noch ein weiterer Zerfall hervorrufen. Diese bleibt nach Ablösung der Spiralfaser und der beiden Fibrillen noch ziemlich dick und wird nach hinten allmählich dünner. An ihrer Oberfläche zeigt sie eine spiralige Drehung, so daß sie mich an einen sogenannten Ziegenheiner Stock erinnert. Sie zerlegt sich nun bei weiterem Fortschreiten der Mazeration in zwei gleichdicke Teilfasern, welche allem Anschein nach spiralig umeinander gedreht sind. Die Zerspaltung erfolgt am leichtesten und öftesten an dem hinteren Ende (Fig. 12 und 13 der Tafel), kann sich aber auch auf die ganze Länge der Geißel erstrecken. Das letztere ist der Fall in den Textfig. 1—4.

Alsdann trifft man an Stelle der Geißel fünf in ganzer Ausdehnung getrennte, nur vorne, dicht hinter dem Kopfe, noch zusammenhängende Fasern an. Zwei davon sind am dicksten und gleichlang, das sind die beiden Hälften der Stammfaser, die übrigen bilden die Spiralfaser und die beiden Fibrillen, von denen die letzteren die dünnsten sind. Nicht selten stellte ich diesen Zerfall auch an völlig isolierten Geißeln, von welchen der Kopf abgefallen war, fest. Wie Fig. 15 der Tafel und Textfig. 4 vorführen, sind die Fasern alsdann nur noch ganz vorne vereinigt. Die Spiralfaser und die beiden Fibrillen erscheinen dicht hinter dem vorderen Ende der Geißel besonders fest angeheftet.

---

[1]) l. c.

[2]) l. c.

Nur sehr wenige Male habe ich noch einen weiteren Zerfall und zwar die Ablösung eines feinsten Fäserchens von der Spiralfaser oder einer der Fibrillen sicher wahrnehmen können, wie es in Fig. 14 der Tafel und Textfig. 1 zu sehen ist. Es wollte mir im übrigen bis jetzt nicht gelingen, trotz aller Bemühungen, noch eine weitere Zusammensetzung der Fasern zur Darstellung zu bringen. Nur an den noch relativ dicken Hälften der Stammfaser sah ich nach langer Mazerationsdauer feine, hintereinander aufgereihte Körnchen, ähnlich, wie es an manchen Teilfasern bei Hydrophilus [1]) früher von mir abgebildet worden ist.

Die Untersuchung hat also ergeben, daß die Geißel bei Calopteryx sich aus 5 zum Teil differenten Fasern zusammensetzt, die in eigenartiger Weise spiralig umeinander gedreht sind. Spiralige Strukturen sind bei den Insektenspermien selten und bis jetzt nur, wie oben bereits erwähnt, bei Panorpa von mir beobachtet und beschrieben worden [2]).

Wie in der Einleitung erwähnt, bieten die Insertionsverhältnisse der Geißel am Kopf bei Calopteryx sehr bemerkenswerte Besonderheiten dar.

Schon bei Untersuchung des ganz lebensfrischen Objektes mit stärkster Immersionsvergrößerung lassen sich ohne jede Färbung an dieser Stelle Einzelheiten wahrnehmen.

Dicht hinter dem Kopf fällt alsdann ein heller glänzender punktartiger Fleck auf, der unscharf von der Nachbarschaft abgegrenzt ist. Fig. 1, 2 und 3 der Tafel. Nach vorne stößt er an den hinteren Kopfrand. Dieser erscheint als dunkler Querschatten und wird bei gewisser mittlerer Einstellung jederseits zu einem dunklen Pünktchen, wie ich vermute, dem Querschnittsbild des oben beschriebenen Ringes am hinteren Kopfrande. Auch hinten wird der helle Punkt durch einen dunklen Querschatten abgegrenzt, der aber meist nicht so deutlich ist, als der vordere, bei gewisser mittlerer Einstellung aber auch in zwei seitliche Pünktchen übergehen kann. Fig. 5, 19, 20 und 21 der Tafel.

Färbt man mit Osmiumsäuredämpfen fixierte Spermien stark mit Gentianaviolett, so tingiert sich alles gleichmäßig intensiv,

[1]) l. c.

[2]) Vgl. E. Ballowitz, Ueber eigenartige, spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Arch. f. Zellforsch. Bd. XII, Heft 1, 1914.

und die Einzelheiten verschwinden. Auch in stark gefärbten Mazerationen wird die Gegend hinter dem Kopfe gleichmäßig dunkel. Läßt man aber die mit Gentianaviolett tingierten Spermien einige Tage unter dem Deckglase feucht liegen, wobei es gleichgültig ist, ob sie zuvor mit Osmiumsäuredämpfen fixiert waren oder nicht, so entfärbt sich der Kopf und wird ganz hell. Hinter dem Kopfe tritt dann eine kurze, schwach gefärbte Strecke hervor, welche sich von dem hellen Kopf und der intensiv tingierten Geißel scharf abhebt. Fig. 4 der Tafel. Die helle punktartige Stelle kann dabei noch mehr oder weniger sichtbar bleiben (Fig. 2 und 3 der Tafel) oder auch optisch verschwinden (Fig. 4 der Tafel). Von dem hellen Kopfe wird sie durch einen schwachen dunklen Querstreifen abgegrenzt, der seitlich in zwei dunkle Pünktchen übergehen kann. Auch von der dunklen Geißel setzt sich die Stelle durch einen querstreifartigen, scharfen vorderen Rand der Geißel ab. Das gleiche erkennt man, wenn sich der Kopf von der Geißel ablöst, was nicht selten ist und vor der hellen Strecke erfolgt. Die Fig. 18 und 19 der Tafel stellen die vorderen Enden isolierter Geißeln aus solchen Präparaten dar. Man erkennt an ihnen sehr deutlich eine kurze, helle, stiftartige Strecke, welche in der angegebenen Weise vorn und hinten begrenzt ist. Wenn der vordere dunkle Streifen dem oben beschriebenen Ringe entspricht, so bleibt der letztere mithin an der Geißel sitzen und stellt demnach wohl etwas Besonderes, dem Kopfe nicht Zugehöriges dar. Auch an mit Gentianaviolett tingierten Deckglastrockenpräparaten, welche längere Zeit in Canadabalsam gelegen hatten und etwas verblaßt waren, tritt die helle, verbindungsstückartige Strecke oft sehr deutlich hervor.

In Präparaten, welche, sei es mit oder ohne Fixierung durch Osmiumsäuredämpfe, mit Gentianaviolett gefärbt waren und längere Zeit (mehrere Wochen) unter dem Deckglase feucht gelegen hatten, bot diese Stelle oft noch ein anderes Aussehen dar. Sie erschien alsdann als kugeliger oder halbkugeliger, jedenfalls gegen den Kopf hin konvex vorspringender Körper, der ein wenig heller gefärbt war als die Geißel, sich aber deutlich von dem ganz verblaßten hellen Kopfe abgrenzen ließ. Fig. 6, 7 und 9 der Tafel. Der Mitte der Konvexität saß dann ein intensiv gefärbtes, rundliches Körnchen auf, das scharf hervortrat. Bei stärkerer Verblassung konnte dieses Körnchen auch nur allein intensiv gefärbt sichtbar sein, während der konvexe Körper verblaßt war. Fig. 8 der Tafel. Sehr

instruktiv wurden auch Präparate, wie sie in Fig. 20 und 21 der Tafel dargestellt sind, und ich sie in mit Gentianaviolett gefärbten Kochsalzmazerationen einige Male erhielt. Beide Figuren zeigen an den isolierten vorderen Geißelenden, von welchen der Kopf abgefallen ist, den konvexen Körper mit dem intensiv gefärbten Körnchen auf demselben. Zu beiden Seiten ragen gleich kurzen Fortsätzen bei mittlerer Einstellung zwei Pünktchen vor, welche ich mit dem etwas gequollenen, oben erwähnten Ringe in Zusammenhang bringen möchte.

Man sieht, das Aussehen dieser Stelle ist in den Präparaten je nach der Behandlung verschieden. Damit nicht genug, kann sie sich noch in anderer Weise präsentieren, wie die Fig. 12, 24 und 25 der Tafel zeigen.

In mit Gentianaviolett gefärbten Mazerationen fand ich nämlich des öfteren, daß an dem hinteren Ende des abgelösten Kopfes ein halbkugeliger, blaßer, als der Kopf, tingierter Körper fest ansaß, der frei nach hinten vorragte. Lag die Geißel, von welcher der Kopf sich abgelöst hatte, noch in der Nähe des Kopfes, so zeigte sie an ihrem vorderen Ende eine deutliche Konkavität, in welche der rundliche Körper des isolierten Kopfes hineinpaßte. Fig. 12 der Tafel. Bei näherem Hinsehen ließen viele isolierte Geißeln der Mazeration die gleiche Konkavität erkennen. Fig. 15 der Tafel. Andererseits fand ich einige Male, daß sich der ganze verbindungsstückartige Abschnitt nicht allein vom Kopfe, sondern auch von der Stammfaser der Geißel abgelöst hatte, während nur noch die dünnen Fasern damit im Zusammenhang geblieben waren. In Fig. 12 hat sich die Stammfaser von dem Kopfe abgetrennt, während die Spiralfaser an ihm noch festsitzt und zwar neben dem erwähnten halbkugeligen, deutlich hervortretenden Körper.

An isolierten, vom Kopf befreiten Geißeln, an welchen der oben beschriebene helle Fleck noch deutlich war, inserierte die losgelöste Spiralfaser dicht hinter dem letzteren.

Alle diese Befunde weisen auf eine Selbständigkeit und besondere Struktur dieses hinter dem Kopfe gelegenen Abschnittes hin. Es dürfte daher die Annahme gerechtfertigt sein, in ihnen eine Art Verbindungsstück zu sehen, in welchem auch die Centriolen bzw. ihre Derivate zu suchen sind. Für die letztere Annahme sprechen auch Befunde, welche ich in Deckglastrockenpräparaten von wahrscheinlich noch nicht ganz ausgereiften Spermien von Calop-

teryx (und auch Agrion) erhielt und welche in den Figuren 22, 23 und 26—28 der Tafel dargestellt sind. Ich traf hier sehr häufig am Ende der Stammfaser und im Zusammenhang mit der dunkler gefärbten Spiralfaser ein intensiv tingibles, großes Endknöpfchen, welches wohl als Centriol zu deuten ist. In den Fig. 26—28 ist der noch unreife Kopf völlig aufgelöst, so daß die Geißel von ihm isoliert ist. Man erkennt das große Endknöpfchen, welches als schmales Quersegment erscheint. Die Spiralfaser inseriert seitlich an ihm, wie auch in den Fig. 22 und 23 ersichtlich, in welchen der dunkel gefärbte Kopf noch erhalten ist.

Die Deutung der obigen Befunde ist bei der Mannigfaltigkeit der Bilder schwierig. Ich vermute, daß die am feuchten Präparat auffällige helle Stelle hinter dem Kopfe dem konvexen Körper entspricht und ein Centriol darstellt. Ein Centriol ist wahrscheinlich auch das oben beschriebene dunkle Pünktchen an der Vorderfläche des konvexen Körpers. Das Nähere können nur eingehende spermiogenetische Untersuchungen aufklären.

Dieser ganze Abschnitt hinter dem Kopfe mit den beschriebenen Einzelheiten hat Aehnlichkeit mit einem „Verbindungsstück". Er ist kürzer als der entsprechende Abschnitt, den ich bei den Aeschniden aufgefunden und beschrieben habe. Bei den letzteren waren die obigen Einzelheiten aber nicht nachweisbar. Daß es an den Spermien der Insekten bisher nicht gelungen war, etwas dem Verbindungsstück ähnliches und Zentralkörper an den reifen Spermien aufzufinden, ist im ersten Teil dieser Abhandlungen schon betont worden. Nur G. Retzius hat (l. c.) bei verschiedenen Insekten Gebilde angetroffen, welche „als Zentralkörper aufzufassen sein dürften." Ich hebe nochmals hervor, daß ich die Bezeichnung „Verbindungsstück" an den Spermien der Libellen nur auf Grund der äußeren Aehnlichkeit gewählt habe, womit aber nicht gesagt sein soll, daß dieser Abschnitt auch dem Verbindungsstück etwa der Säugerspermien entspricht, darüber können nur eingehende vergleichende spermiogenetische Studien Aufschluß geben.

G. Retzius[1]) ist auch der einzige Forscher, welcher die Samenkörper der Libellen mit starken Systemen genauer untersucht hat. Auf Tafel XXI des XIV. Bandes seiner „Biologischen Untersuchungen" bildet er in den Fig. 1—5 Spermien von einer „kleinen Libellula" ab, die aber jedenfalls irgendeiner Agrionart

[1]) Biol. Unters. N. F. Bd. XIV (2), 1909.

entnommen sind. Darin werden dargestellt das Spitzenstück des Kopfes und die beiden Hauptfasern der Geißel, von denen die eine sich spiralig um die andere herumlegt und auch allein das hintere Ende der Geißel bildet. Am Ansatz des Schwanzes am Kopfe fand der Autor „einen sich dunkler färbenden Ring, der sogar die Andeutung zu einem Doppelring zeigt". Weiter in diese Strukturen einzudringen, ist Retzius nicht gelungen.

Mit den Calopteryx-Spermien haben die Samenkörper der von mir untersuchten Arten der Gattung Agrion große Aehnlichkeit, nur sind sie noch mehr spiralig gedreht. Fig. 31 zeigt ein Spermium von Agrion elegans Linden nach Fixierung mit Osmiumdämpfen. Der Kopf weist 2½—3 sehr deutliche spiralige Windungen auf und besitzt ein kurzes blasses Spitzenstück, an dessen Basis sich, besonders bei schwacher Färbung mit Gentianaviolett, ein dunkles Pünktchen wahrnehmen läßt. Auch die Geißel ist in mehreren Spiralwindungen gedreht, kann sich aber auch gerade strecken; letzteres tritt besonders ein, wenn sich die Spiralfaser abgelöst hat. An dem sich fein zuschärfenden Geißelende läßt sich ein deutlich abgesetztes, auch durch Färbung unterscheidbares Endstück nicht erkennen, obwohl das letzte Ende der Geißel auch hier ausschließlich von der Spiralfaser gebildet wird. Nur an noch nicht ganz reifen Samenkörpern aus dem Hoden erschien das Ende schärfer abgegrenzt.

Im übrigen ist die Struktur der Geißel die gleiche, wie bei Calopteryx: Spiralfaser, die beiden Fädchen und die Teilfasern der Stammfaser waren durch Mazeration darzustellen, wenn auch nicht so leicht und vollständig, wie bei Calopteryx.

An der Stammfaser ist nach Ablösung der Spiralfaser die spiralige Furchung deutlich zu erkennen. Fig. 32 der Tafel.

Nur an der Grenze zwischen Geißel und Kopf besteht ein Unterschied darin, daß hier die oben von mir beschriebenen Einzelheiten nicht deutlich hervortreten. Nur bei ganz blasser Färbung der frischen Samenkörper mit Gentianaviolett färbt sich dicht hinter dem Kopf ein schmaler dunkler Querstreifen. Wahrscheinlich liegen auch hier ähnliche Verhältnisse, wie bei Calopteryx vor, doch habe ich diese Gegend bei Agrion einer eingehenden Untersuchung nicht mehr unterziehen können. An den isolierten Geißeln nicht ganz reifer Spermien aus dem Hoden fällt ein intensiv färbbarer Endknopf auf.

Von den obigen abweichend gestaltet fand ich die Spermien der Gattung Lestes, von welchen ich Lestes viridis Linden untersuchte. Die Abweichung besteht hauptsächlich darin, daß die spiralige Struktur, die für Calopteryx und Agrion so charakteristisch ist, hier kaum angedeutet erscheint. Insbesondere ist der Kopf gerade und spitzt sich nach vorne etwas zu, um in einem bisweilen leicht knöpfchenartig verdickten kurzen Spitzenstück zu endigen. Auch hier ist am Grunde des Spitzenstückes ein dunkles Körnchen nachzuweisen. Die Geißel, welche 3—4 mal so lang als der Kopf ist, zerfällt leicht in zwei ungleich dicke Fasern, von denen die dünneren sich etwas dunkler mit Gentianaviolett färbt und in einigen lang ausgezogenen Windungen an der anderen Faser herabläuft. Das äußerste Ende, welches sich, besonders an noch nicht ganz reifen Spermien, endstückartig absetzt, wird von der etwas längeren dünnen Faser allein gebildet. So komplizierte Strukturen wie bei Calopteryx konnten an der Vereinigungsstelle der Geißel mit dem Kopf von mir nicht erkannt werden; nur erschien das vorderste Ende der Geißel, besonders an noch nicht ganz reifen Körpern, mit einer endknopfartigen Verdickung versehen. Die Geißel ließ sich noch weiter in bis 4 Fasern zerlegen. Diese Befunde stimmen mit den Angaben und Abbildungen überein, welche G. Retzius a. a. O. von der von ihm untersuchten Spezies Lestes sponsa veröffentlicht hat.

Tafelerklärung.

Alle Figuren der Tafel (außer Fig. 1 b), sind nach der Zeiß'schen homogenen Immersion 1,5 mm, Apochr. 1,30, Komp.-Ok. 12, zum Teil in ziemlich demselben Größenverhältnis, wie die Figuren des ersten Teiles dieser Abhandlung gezeichnet; nur die Fig. 8—17 und 22—25 sind etwas kleiner dargestellt.

Fig. 1. Ganzes Spermium von Calopteryx splendens Linden frisch ohne Färbung in physiologischer Kochsalzlösung.

Fig. 2—9. Spermienköpfe mit vorderem Geißelende; Fig. 2—7 von Calopteryx splendens Linden, Fig. 8 u. 9 von Calopteryx virgo L. In Fig. 2—5 und 9 ist das Spitzenstück vom Kopfe abgefallen. Fig. 2—5 physiologische Kochsalzlösung. Gentianaviolett. Fig. 6—9 aus Präparaten, welche nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und nach Färbung mit Gentianaviolett längere Zeit feucht unter dem Deckglase gelegen hatten.

Fig. 10—16. Aus Kochsalzmazerationen unter dem Deckglas nach Färbung mit Gentianaviolett. Zerfallbilder der Geißel. In Fig. 10 und 11 hat sich die Spiralfaser von der Stammfaser abgelöst. In Fig. 12 ist die isolierte Stammfaser am Kopfe abgebrochen und an ihrem Ende in ihre beiden Teilfasern zerlegt; ihr vorderes Ende erscheint deutlich ausgehöhlt. Mit dem Kopfe, an dessen hinterem Ende ein halbkugeliger Körper vorragt, hängt eine dünnere Faser (Spiralfaser) noch zusammen, von der sich hinten eine feine Faser abgelöst hat. In den Fig. 13, 14 und 16 sind Spiral- und Stammfaser völlig voneinander getrennt, außerdem aber noch 2 feinere Fäden abgelöst, von denen der eine in Fig. 17 in der unteren Hälfte in zwei gespalten ist. In Fig. 13 ist auch die Stammfaser in ihre beiden Teilhälften zerfallen. In Fig. 11—13 ist das Spitzenstück vom Kopfe abgelöst. In Fig. 14 und 16 ist davon nur noch ein Rest erhalten. In Fig. 15 ist die isolierte Geißel in die Stammfaser, Spiralfaser und die beiden gleichdünnen Fäden zerfallen, welche nur noch ganz vorne zusammenhängen. Fig. 10 von Calopteryx virgo L., Fig. 11—16 von Calopteryx splendens Linden.

Fig. 17. Ganzes Spermium von Calopteryx virgo L. aus einem mit Osmiumsäure fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat, welches längere Zeit gelegen hatte. Von der Geißel ist nur noch die Spiralfaser dunkler gefärbt.

Fig. 18—21. Vordere Geißelenden von Calopteryx splendens Linden. Fig. 18 und 19 nach Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen und Färbung mit Gentianaviolett. Fig. 20 und 21 aus Kochsalzmazerationen nach Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 22 und 23. Spermienköpfe und vordere Geißelenden von Calopteryx splendens Linden, aus mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten.

Fig. 24. Der Kopf hat sich von dem vorderen Geißelende gelöst, so daß man am hinteren Ende den halbkugeligen Körper vorragen sieht; am vorderen Geißelende ist die Höhlung zur Aufnahme des halbkugeligen Körpers deutlich. Calopteryx splendens Linden.

Fig. 25. Isolierter Spermienkopf von Calopteryx splendens Linden, an dessen hinterem Ende der halbkugelige Körper sichtbar ist. Vom Spitzenstück nur noch ein Rest vorhanden. Wie Fig. 24 aus einem mit Gentianaviolett gefärbten Mazerationspräparat.

Fig. 26—28. Vordere Geißelenden noch nicht ausgereifter Spermien von Calopteryx splendens Linden. Nur die Spiralfaser ist dunkler gefärbt und in Fig. 27 allein erhalten. Aus mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparaten.

Fig. 29 und 30. Zwei Spermiumköpfe mit vorderem Geißelteil von Calopteryx splendens Linden. Die Köpfe sind stark gequollen. An ihrem hinteren Rand erscheint ein intensiv gefärbter schmaler Ring. Aus

einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat, welches zwei Jahre gelegen hatte.

Fig. 31. Ganzes Spermium von Agrion elegans Linden. Physiologische Kochsalzlösung, Gentianaviolett.

Fig. 32. Vorderes Geißelende von Agrion elegans Linden. Die Spiralfaser hat sich von der Stammfaser abgelöst, so daß die spiralige Umwicklung sehr deutlich ist. Kochsalzmazeration, Gentianaviolett.



Aus dem Zoologischen Institut München.

Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris Korsch.

Von

Hans Nachtsheim.

Hierzu Tafel II—V und 5 Textfiguren.

Inhalt.

Einleitung.

Wie die Honigbiene von jeher das Schulbeispiel syngamer Geschlechtsbestimmung gewesen ist, so ist das klassische Beispiel progamer Geschlechtsbestimmung Dinophilus. Im Jahre 1882 beschrieb Korschelt einen im Seewasseraquarium des Freiburger Zoologischen Instituts aufgefundenen Dinophilus — da die Heimat des Tieres unbekannt war, nannte er ihn Dinophilus apatris —, der einen ganz auffallenden Geschlechtsdimorphismus besitzt [1]). Bereits die Eier, die die Weibchen erzeugen, sind geschlechtlich differenziert. Die „weiblichen" Eier (0,111 mm in der Länge, 0,092 mm in der Dicke) sind wesentlich größer als die dotterarmen „männlichen" Eier (0,042 mm in der Länge, 0,034 mm in der Dicke). Die Männchen, die sich aus den kleinen Eiern entwickeln, sind außerordentlich rudimentäre Wesen und haben nur eine kurze Lebensdauer. Während die Weibchen eine Länge von 1,2 mm erreichen können, wachsen die Männchen überhaupt nicht. Ihr Darmtraktus ist vollständig rückgebildet, auch die Augen fehlen ihnen. Das einzige Organ, das voll entwickelt ist, ist der Geschlechtsapparat, Hoden und Penis.

Der erste, der die Bildung der weiblichen und männlichen Eier von Dinophilus apatris verfolgte, war v. Malsen (1906). Die Befruchtung hat nach v. Malsen keinen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung. Schon die noch im Mutterleib befindliche Ovozyte gibt sich durch ihre Größe als weiblich oder männlich zu erkennen.

---

[1]) Uebrigens gilt Korschelt nicht ganz mit Recht als der Entdecker des Geschlechtsdimorphismus bei Dinophilus. Dieser war — wie auch die Existenz zweier Sorten von Eiern — schon vorher Metschnikoff (1881) bekannt, der in seinen „Untersuchungen über Orthonectiden" die „Aufmerksamkeit der künftigen Forscher" auf Dinophilus und seinen ausgesprochenen sexuellen Dimorphismus gelenkt hat. Korschelt ist allerdings dieser Hinweis, wie er in seiner zusammenfassenden Darstellung (1887) ausdrücklich betont, erst nach Veröffentlichung seiner ersten Arbeit bekannt geworden. Auffällig ist, daß Metschnikoff, der nach einer bereits 15 Jahre früher (1866) getanen Aeußerung in Neapel oft Gelegenheit gefunden hat, Dinophilus zu untersuchen, seine zumal für die damalige Zeit wichtige und interessante Entdeckung nur so nebenbei bekannt gegeben hat.

Die weiblichen und männlichen Ovozyten entstehen durch Verschmelzung einer Anzahl Ovogonien, und zwar ist zur Entstehung eines weiblichen Eies wahrscheinlich eine größere Zahl von Ovogonien notwendig als zur Entstehung eines männlichen Eies. Die Zahl der Männcheneier verhielt sich in den Kulturen v. Malsens zu der Zahl der Weibcheneier wie 1 zu 2,4. Durch niedrige und hohe Temperaturen gelang es ihm, das Geschlechtsverhältnis zu verändern. In der Kälte beobachtete er eine Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten (♂ : ♀ = 1 : 3,5), in der Wärme stieg umgekehrt die Zahl der männlichen Geburten (♂ : ♀ = 1 : 1,7).

Ungefähr zur gleichen Zeit wie v. Malsen veröffentlichte Conklin (1906) einige Beobachtungen über die Geschlechtsdifferenzierung bei Dinophilus. Seine kurzen Angaben decken sich im wesentlichen mit denen v. Malsens, ergänzen sie sodann aber auch in einigen Punkten. Zell- und Kerngröße sowie Zell- und Kernstruktur aller Ovogonien sind gleich. Auch in Zahl und Größe ihrer Chromosomen (ungefähr 20) läßt sich kein Unterschied erkennen. Nach Ablauf der Ovogonienteilungen, und nachdem jede Zelle ungefähr das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe erreicht hat, beginnt die Verschmelzungsperiode. Ungefähr 25—30 Ovozyten sind notwendig zur Bildung eines Weibcheneies, eine geringere Zahl liefert ein Männchenei. In jedem Ei bleibt ein Kern übrig, die andern werden aufgelöst. Die Reifungsteilungen verlaufen in Weibchen- und Männcheneiern in gleicher Weise. Alle Eier bilden zwei Richtungskörper. In der ersten Reifungsspindel zählt man 10 Chromosomen, also die haploide Zahl. Hinsichtlich ihrer Größe ist weder in den weiblichen noch in den männlichen Eiern ein Unterschied zwischen den einzelnen Elementen nachweisbar.

In ein neues Stadium trat das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus durch die Untersuchungen von Shearer (1911, 1912). Bei Dinophilus gyrociliatus — eine mit Dinophilus apatris sehr nahe verwandte, wahrscheinlich sogar mit ihm identische Spezies — werden nach Shearer die Weibchen bereits innerhalb des Kokons von den Männchen begattet, es findet also reine Inzucht statt. Die Männchen verlassen in der Regel die Kokons überhaupt nicht, sie gehen bald nach dem Ausschlüpfen der Weibchen zugrunde. Die von den jungen Weibchen bei der Begattung empfangenen Spermien liegen anfangs als dichter Ballen neben dem Ovar, das zunächst nur aus verhältnismäßig we-

nigen Ovogonien besteht. Sehr bald löst sich das Spermienpaket auf, die Samenfäden verteilen sich im ganzen Ovar und treten in nähere Beziehungen zu den Kernen der Ovogonien, d. h. jeder Ovogonienkern vereinigt sich mit einem in die Ovogonie eingedrungenen Spermakopf, jedoch findet keine Durchmischung der verschiedenen Kernsubstanzen statt, beide bewahren ihre Individualität. Jeder Kern besteht nach der „Befruchtung" aus zwei Teilen, „each with its own nuclear wall, surrounded by one main nuclear membrane". Alle Spermatozoen, die nicht in Verbindung mit einem Ovogonienkern treten, gehen zugrunde. Die Ovogonien vermehren sich nunmehr rapide, alle Teilungen aber sind amitotisch. Jeder Kernbestandteil, der mütterliche wie der väterliche, schnürt sich in gleicher Weise durch, so daß die Tochterzellen immer wieder die beiden Kernkomponenten erhalten. Neben der amitotischen Vermehrung erfolgen auch Verschmelzungen von Ovogonien. Hat die Ovogonie durch Aufnahme anderer Ovogonien eine gewisse Größe erreicht, so findet die letzte Ovogonienteilung statt, durch die die Zellen zu Ovozyten erster Ordnung werden. Diese Teilung unterscheidet sich sehr wesentlich von den vorhergehenden. Auch sie ist zwar amitotisch, aber es wird dieses Mal nur der mütterliche Bestandteil des Kernes durchgeschnürt, der väterliche gelangt ungeteilt in die eine Tochterzelle. Die letzte Ovogonienteilung führt also zur Bildung von zwei verschiedenwertigen Ovozyten. Während die eine Ovozyte neben der Hälfte der mütterlichen Kernsubstanzen noch das gesamte väterliche Chromatin empfängt, erhält die andere nur die Hälfte der mütterlichen Kernkomponente. Die Ovozyten mit beiden Kernsubstanzen liefern die großen Weibcheneier, die Ovozyten mit nur mütterlicher Kernsubstanz die kleinen Männcheneier. Alle Ovogonien, in denen die ungleiche Kernteilung unterbleibt, degenerieren oder werden von den Ovozyten aufgenommen und resorbiert. Die letzte Ovogonienteilung ist geschlechtsbestimmend. Zwar werden alle Ovogonien befruchtet, aber nur die Weibcheneier erhalten Derivate vom Spermatozoon, die Männcheneier sind „unbefruchtet", sie entwickeln sich „parthenogenetisch". Im Weibchenei bleibt der Kerndualismus auch weiterhin bestehen, erst vor den Reifungsteilungen durchmischen sich die mütterlichen und väterlichen Substanzen und ergeben einen einheitlichen Kern. In Weibchen- wie Männcheneiern fand Shearer in der Metaphase der ersten Reifungsteilung 20 Chromosomen, die diploide Zahl. Alle

Eier bilden zwei Richtungskörper, der erste teilt sich nach der Abschnürung nochmals. In den Furchungsmitosen der Weibchen- und Männcheneier zählte S h e a r e r wieder 20 Chromosomen.

Während nach den früheren Untersuchungen die Geschlechtsbestimmung progam erfolgte, hätten wird also nach S h e a r e r Dinophilus als einen besonderen Fall syngamer Geschlechtsbestimmung zu betrachten. Befruchtung oder Nichtbefruchtung soll auch hier — wie bei der Honigbiene — über das Geschlecht entscheiden. Erhält die Ovozyte bei der letzten Ovogonienteilung den Abkömmling des Spermienkopfes, so wächst sie zu einem großen Weibchenei heran, erhält sie nur mütterliche Kernsubstanzen, so wird ein kleines dotterarmes Männchenei daraus. Die Verhältnisse würden also Aehnlichkeit mit denen aufweisen, die für die Rotatorien, wenigstens einen Teil von ihnen, charakteristisch sind. Auch hier regt die Befruchtung das Ei zu stärkerem Wachstum an. Aus dem Ei, das, wenn es unbefruchtet geblieben wäre, sich zu einem Männchen entwickelt hätte, entsteht unter dem Einfluß des Spermiums ein großes Dauerei, das immer ein Weibchen liefert. Diese Aehnlichkeit wäre insofern noch sehr bemerkenswert, als Dinophilus von mancher Seite — so auch von S h e a r e r — in nächste Verwandtschaft mit den Rotatorien gebracht wird. Auch die rudimentäre Beschaffenheit der Männchen ist ein Charakteristikum der Rotatorien sowohl wie des Dinophilus. Aber wenn auch zweifellos sehr vieles f ü r eine nähere Verwandtschaft des Dinophilus mit den Rotatorien spricht — wir werden weiter unten auf die systematische Stellung des Dinophilus noch zu sprechen kommen —, so sind doch die Fortpflanzungserscheinungen, wenn wir die Darstellung S h e a r e r s gelten lassen, in sehr wesentlichen Punkten ganz anders als bei den Rotatorien. Es widerspricht allen bisherigen Erfahrungen über Fortpflanzung und Befruchtung, daß bereits Ovogonien befruchtet werden können, daß sie sich amitotisch vermehren, daß die letzte Ovogonienteilung atypisch ist usw. Auch die Angaben S h e a r e r s über den Reifungsprozeß der Eier sind sehr merkwürdig. Obwohl der Kern des Weibcheneies befruchtet ist, der Kern des Männcheneies nicht, sollen doch die Reifungsteilungen in beiden Eiern ganz in der gleichen Weise verlaufen, alle sollen mit der diploiden Chromosomenzahl in die Reifung eintreten, zwei Richtungskörper bilden und mit der diploiden Chromosomenzahl aus der Reifung hervorgehen. So absonderliche Angaben wie die S h e a r e r s dürfen nicht anders als

mit der größten Skepsis aufgenommen werden, und diese Skepsis steigert sich noch, wenn man seine Abbildungen betrachtet und mit der vielfach unklaren Darstellung vergleicht. Vergeblich sucht man z. B. nach Abbildungen, die als Beweis für eine amitotische Vermehrung der Ovogonien dienen können. Man wird auch nicht davon überzeugt, daß die „männlichen Vorkerne" in den Ovogonienkernen mit dem Sperma in genetischem Zusammenhang stehen; die Abbildungen, die Shearer gibt, legen vielmehr die Vermutung nahe, daß es lediglich komplizierte Nukleolarverhältnisse sind, die Shearer zur Beschreibung „mütterlicher" und „väterlicher" Kernbestandteile veranlaßt haben. Man gewinnt also den Eindruck, daß Shearer seine Befunde gänzlich falsch gedeutet hat.

Daß Shearers Darstellung der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus in der Tat auf nichts anderem beruht als auf einer vollkommen falschen Deutung seiner Befunde, beweisen auch die kurzen Mitteilungen de Beauchamps (1910, 1912). Schon vor Shearer hatte dieser den Versuch gemacht, die Eier von Dinophilus parthenogenetisch zur Entwicklung zu bringen, was ihm auch gelang. Er tötete in den Kokons die Männcheneier ab, erhielt so lediglich Weibchen, die unbegattet blieben, und ließ diese dann Eier legen. Sie erzeugten ebenso wie die begatteten Weibchen beide Sorten von Eiern, große und kleine, und aus den großen Eiern entstanden Weibchen, aus den kleinen Männchen. Wäre der von Shearer beschriebene Modus der Geschlechtsbestimmung richtig, so könnte ein unbegattet gebliebenes Dinophilus-Weibchen nur kleine Eier produzieren und hätte — ebenso wie die unbegattet gebliebene Bienenkönigin — eine ausschließlich männliche Nachkommenschaft. Hier aber zeigte sich, daß die Befruchtung bei Dinophilus keinen Einfluß auf das Geschlecht hat. Veranlaßt durch die Veröffentlichungen Shearers hat de Beauchamp seine Experimente wiederholt und erweitert und kam zu den gleichen Resultaten. Dinophilus dauernd parthenogenetisch zu züchten, ist zwar nicht möglich — nur ein sehr geringer Prozentsatz der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier führt zu normalen Individuen, und bei parthenogenetischer Weiterzucht verringert sich dieser Prozentsatz von Generation zu Generation —, aber jedenfalls erzeugen die unbegatteten Weibchen immer Weibchen- und Männcheneier, und zwar in dem gleichen Verhältnis wie die begatteten. Auch de Beauchamp weist darauf hin, daß der „weibliche" und der „männliche" Vorkern Shearers

nur verschiedene Nukleolenformen sind, die sich in den Keimzellen der unbegattet gebliebenen Weibchen ebenso finden wie in denen der begatteten.

Durch diese Experimente und Beobachtungen de Beauchamps ist also die Unrichtigkeit der Angaben Shearers bewiesen. Trotzdem blieb manches noch unsicher und unklar. Da aber Dinophilus zweifellos einen von der Norm abweichenden Modus der Geschlechtsbestimmung besitzt und aus diesem Grunde besonderes Interesse beanspruchen darf, so erschien eine erneute eingehende Untersuchung der mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängenden Fragen sehr erwünscht. Die folgenden Untersuchungen dieser Art wurden bereits vor einer Reihe von Jahren begonnen, haben aber, wie so viele wissenschaftliche Arbeiten, durch den Krieg eine jähe und lange Unterbrechung erfahren. Als der Krieg ausbrach, waren die zytologischen Untersuchungen im großen und ganzen abgeschlossen, die experimentellen aber standen gerade auf dem Höhepunkt. Jetzt, da ich nach 4½ Jahren die Arbeit wieder aufnehmen kann, sind die Kulturen natürlich längst ausgestorben, und es fehlt vorläufig die Möglichkeit, vom Meere frisches Material in genügender Menge zu bekommen. So ist der experimentelle Teil leider nicht das geworden, was er werden sollte. Wenn ich ihn gleichwohl zusammen mit den übrigen Untersuchungen veröffentliche, so geschieht es deshalb, weil ich glaube, aus meinen bisherigen Experimenten doch schon definitive Schlüsse ziehen zu können. Hoffentlich ist die Zeit nicht mehr fern, wo ein Aufenthalt am Meere den weiteren Ausbau der experimentellen Seite gestattet.

Spezieller Teil.

1. Herkunft des Materials, Zuchtmethoden, Technik.

Die erste Materialsendung erhielt ich von der Zoologischen Station in Triest. Die Tiere wollten aber nicht recht gedeihen, die Kultur ging mehr und mehr zurück und starb schließlich aus. Glücklicherweise hatte ich aber unterdessen eine andere reiche Dinophilus-Quelle entdeckt: In einem großen Seewasserballon unseres Instituts, der als Reservoir für das früher in jedem Semester von der Adria bezogene Seewasser diente, fand sich eine prachtvolle Dinophilus-Kultur. Das Wasser wimmelte nur so von Dinophilus-Weibchen.

Ich verteilte den ganzen Inhalt des Ballons auf eine Reihe Einmachgläser mittlerer Größe, und alle Kulturen entwickelten sich vorzüglich. Nach kurzer Zeit säumte den Rand des Wasserspiegels in allen Gläsern ein mehrere Millimeter breiter weißer Streifen ein, bestehend aus Hunderten von Gelegen der Dinophilus-Weibchen — sie bevorzugen den sogenannten Randwinkel; schon v. Malsen (1906) beobachtete diese Vorliebe der Tiere, ihre Eier am äußersten Wasserrande abzusetzen[1] —, und auch die Oberfläche war häufig dicht bedeckt mit Kokons. So war an Material kein Mangel. Die Fortpflanzungstätigkeit blieb allerdings nicht dauernd so rege. Ohne daß die Kulturbedingungen wechselten, gingen die Kulturen zeitweise sehr stark zurück, einige gingen ohne ersichtlichen Grund ganz ein, eine Beobachtung, die v. Malsen und Shearer gleichfalls gemacht haben. Immerhin waren bei Kriegsausbruch, mehr als ein Jahr nach Ansetzung der Kulturen, mehrere noch sehr individuenreich.

Die größte Mehrzahl der untersuchten und zu den Experimenten benutzten Tiere stammte aus diesen Kulturen. Außerdem habe ich noch in den Aquarien der Zoologischen Stationen in Triest und Rovigno Dinophilus gesammelt sowie in den Seewasseraquarien des Zoologischen Instituts in Freiburg. Alle Tiere erwiesen sich als einer Spezies angehörig, als Dinophilus apatris. Das Seewasser des Freiburger Zoologischen Instituts, in dem ich Dinophilus fand, stammte ebenso wie das des Münchener Instituts aus der Adria, d. h. also, alle mir zur Verfügung stehenden Tiere waren von dort. Der bei Triest vorkommende Dinophilus ist von Stiasny (1910) als besondere Form, als Dinophilus apatris forma tergestina, beschrieben worden. Von dem Dinophilus apatris Korschelts unterscheidet sich die Triester Form durch die Art der Bewimperung des Kopfes. Während jener am Kopf zwei geschlossene Wimperringe besitzt, einen unmittelbar vor, den zweiten nahe hinter den Augen, sind bei der Triester Form nach Stiasnys Untersuchungen die beiden

[1]) Da die Kulturen nur hin und wieder durchlüftet wurden, könnte man vermuten, daß Sauerstoffmangel die Weibchen an die Oberfläche des Wassers getrieben hat. Diese Vermutung ist indessen hinfällig, da die Tiere vom ersten Tage der Kultur an die Vorliebe für den Randwinkel zur Ablage ihrer Kokons zeigten. Mir ist es wahrscheinlich, daß die mechanischen Bedingungen, die im Randwinkel herrschen, die Ablage der Eier erleichtern, und daß darauf die „Vorliebe" der Weibchen zurückzuführen ist (vgl. S. 40).

ersten Wimperringe im Gegensatz zu den sechs Wimperringen des Rumpfes diskontinuierlich; sie sind auf der Dorsalseite unterbrochen. Bei allen von mir untersuchten Tieren waren die beiden Wimperringe des Kopfes so gestaltet, wie es Stiasny angibt. Stiasny meint, entweder habe Korschelt die Gestaltung der Wimperringe am Kopfe der ihm vorliegenden Form nicht genau genug beobachtet, oder der Triester Dinophilus sei eine besondere, dem Dinophilus apatris sehr nahe stehende Form. Stiasny hat sich in Anbetracht „der sonst so sorgfältigen Beobachtungsweise Korschelts", wie gesagt, für die zweite Alternative entschieden. Ohne die zweifellos vortreffliche Beobachtungsgabe Korschelts in Zweifel ziehen zu wollen, möchte ich in diesem Falle doch eher an einen Beobachtungsfehler glauben. Nicht nur bei Dinophilus apatris sind nämlich die beiden ersten Wimperringe so gestaltet, wie es Stiasny beschreibt, sondern auch bei den nächst verwandten Formen Dinophilus gyrociliatus und Dinophilus conklini. Mit Recht macht Nelson (1907) auf die Schwierigkeit aufmerksam, den Verlauf der Wimperringe und die Anordnung der Cilien genau festzustellen. Wie naheliegend die irrige Beobachtung ist, beweist am besten die Tatsache, daß auch Dinophilus gyrociliatus und Dinophilus conklini zunächst falsch abgebildet wurden. Der Entdecker des Dinophilus gyrociliatus, O. Schmidt (1857), geht auf die Gestalt der „Flimmergürtel" nicht näher ein; auch aus seiner Abbildung ist nicht ersichtlich, wie er sie gesehen hat. E. Meyer aber, der im ersten Teil seiner „Studien über den Körperbau der Anneliden" (1887) ein Organisationsbild eines Weibchens von Dinophilus gyrociliatus gibt, zeichnet kontinuierliche Kopfwimperringe. Nelson (1904, 1907), der Dinophilus conklini beschrieben hat, bildete ebenfalls in seiner ersten Arbeit die Kopfwimperringe falsch ab, was er in seiner zweiten Arbeit eigens bemerkt und berichtigt.

Was die Verwandtschaft des Dinophilus apatris mit dem von Shearer zu seinen Untersuchungen benutzten Dinophilus gyrociliatus anbetrifft, so stehen sich beide Arten jedenfalls sehr nahe, ja es sind sich eigentlich alle neueren Untersucher darin einig, daß die beiden Spezies sehr wahrscheinlich identisch sind. Dinophilus gyrociliatus wurde im Jahre 1857 von O. Schmidt im alten Hafen von Neapel entdeckt und ist seither dort von verschiedenen Forschern studiert worden. In der letzten Zeit soll er allerdings dort verschwunden sein. Shearer (1912) teilt mit, er habe „in den letzten 10

Jahren" im „Porto Vecchia" vergeblich nach ihm gesucht. Er führt das Verschwinden des Dinophilus auf die große Ausdehnung des Hafens und die dauernde Verunreinigung des Seewassers zurück (? — N.). Shearer sammelte sein Material bei Plymouth. Nach der systematischen Tabelle, die Nelson (1907) für die Gattung Dinophilus aufgestellt hat, sollen sich die beiden Arten besonders durch die Form des Kopfes unterscheiden. Während bei Dinophilus gyrociliatus der Kopf schmäler sein soll als das erste Rumpfsegment, soll er bei Dinophilus apatris breiter sein als irgend eines der Rumpfsegmente. Meiner Ansicht nach ist gar kein Unterschied vorhanden, wenn man gleich alte Tiere miteinander vergleicht. Das junge, eben ausgeschlüpfte Weibchen von Dinophilus gyrociliatus ist ebenso keulenförmig gestaltet (Kopf dicker als die Rumpfsegmente) wie das von Dinophilus apatris (vgl. die Textfigur 4 in der Arbeit Shearers mit meiner Figur 1 auf Tafel II). Wächst das Weibchen heran und wird geschlechtsreif, so nimmt der Darm an Umfang zu, durch die Eier wird der Körper ebenfalls aufgetrieben, so daß die Gestalt des Weibchens schließlich mehr spindel- als keulenförmig ist, wenigstens dann, wenn sich das Tier in Bewegung befindet und der sehr kontraktile Kopfabschnitt ausgestreckt ist; bei Dinophilus apatris ist das ebenso der Fall wie bei Dinophilus gyrociliatus (vgl. meine Figur 3 auf Tafel II mit der Textfigur 1 der Arbeit Shearers). Wenn beide Arten identisch sind, so muß die Spezies Dinophilus gyrociliatus heißen. Ich habe, obwohl ich von der Identität der beiden Formen überzeugt bin, doch die Bezeichnung Dinophilus apatris gewählt, weil sich die Frage endgültig erst durch einen direkten Vergleich der beiden Formen entscheiden läßt, der bisher nicht erfolgt ist, und weil überdies der Name apatris gerade im Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmungsfrage der bekanntere ist. Ob auch Dinophilus conklini mit den genannten synonym ist, wie Shearer vermutet, mag dahingestellt bleiben. Im übrigen werden wir noch im allgemeinen Teil auf die Systematik der Gattung Dinophilus zu sprechen kommen.

Die Massenkulturen wurden, wie gesagt, in mittelgroßen Einmachgläsern gehalten. Schon v. Malsen hebt die große Empfindlichkeit der Tiere gegen Licht hervor; sie suchten stets die dunkelste Stelle ihres Behälters auf. Auch ich machte diese Beobachtung und hielt die Kulturen deshalb in der Regel im Halbdunkel. Bringt man dann eine Kultur ins Helle, so sammeln sich die Tiere auf der

dem Licht abgewandten Seite, und man kann leicht die herausfangen, die man braucht. Alle acht Tage etwa wurden die Kulturen einige Stunden durchlüftet, doch geschah das nicht regelmäßig mit allen Kulturen. Notwendig war die Durchlüftung offenbar nicht. Gefüttert wurden die Tiere in derselben Weise, wie es v. Malsen tat, mit Muschelfleisch. Fußmuskulatur von Anodonta wurde in kleine Stücke zerschnitten, diese wurden mit Seewasser durchtränkt und auf die Gläser verteilt. An den faulenden Stückchen war immer ein reges Gewimmel, und der Darm der Tiere war reichlich mit Bakterienmassen gefüllt. Dinophilus liebt überhaupt faulende Substanzen, daher auch seine Vorliebe für das schmutzige Hafenwasser. Zeitweise fütterte ich die Tiere auch mit dem handelsüblichen Fischfutter, mit Piscidin, Fray Bentos oder ähnlichem. Auch dieses nahmen sie, wenn es aufgeweicht und angefault war, sehr gern.

Zu seinen Wärme- und Kälteversuchen benutzte v. Malsen 8 cm hohe rechteckige Gläser, deren Oeffnung der Größe eines Objektträgers entsprach. Wurde das bis zum Rande mit Wasser gefüllte Gefäß vermittels dicken Vaselines durch einen Objektträger fest verschlossen, so konnte das Glas auf die Seite unter das Mikroskop gelegt werden, um die an den Wänden abgelegten Eier „mit leidlicher Genauigkeit" zu zählen. Auch ich verwandte anfangs zu meinen Temperaturversuchen ähnliche Gläser. Es stellte sich aber bald heraus, daß die Zählungen viel zu ungenau sind, um einwandfreie Resultate zu liefern. Abgesehen davon, daß Massenkulturen überhaupt wenig geeignet sind, um eventuelle Veränderungen des Geschlechtsverhältnisses infolge Temperaturwechsels zu beobachten, ist es auch bei der durch v. Malsen angegebenen Methode garnicht möglich, die Zahl der Männcheneier auch nur annähernd richtig festzustellen. „Um die männlichen sicher erkennen zu können", sagt v. Malsen selbst, „ist es unbedingt notwendig, das Gelege nach allen Seiten hin zu drehen. Da nämlich die weiblichen Eier durch die darüber liegenden durchsichtigen, männlichen hindurchscheinen, werden letztere leicht übersehen." Ist es nicht möglich, die Kokons zu drehen — durch das Loslösen und Drehen der Kokons leiden sehr leicht die Eier bzw. Embryonen —, so muß man sie wenigstens mit hinreichend starker Vergrößerung durchmustern können. Aus allen diesen Gründen ging ich sehr bald dazu über, die Tiere einzeln zu züchten. Auch v. Malsen machte Versuche, ein-

zelne Weibchen in Uhrschälchen zu züchten, erzielte aber, wie er sagt, „mit solchen Einzelkulturen keine Erfolge. Die Tiere starben stets sehr bald. Aus diesem Grunde ist es mir leider auch nicht möglich, die Zahl der von einem Weibchen in einer bestimmten Zeit und in den verschiedenen Temperaturen abgelegten Eier genau anzugeben.“ Es ist mir nicht recht verständlich, daß die Versuche v. Malsens so gänzlich negativ ausgefallen sind. Der Wert seiner Experimente wird durch diesen Verzicht auf Einzelkulturen jedenfalls stark beeinträchtigt. Ich selbst habe meine experimentellen Untersuchungen größtenteils an Einzelkulturen durchgeführt und kann nicht sagen, daß sich mir besondere Schwierigkeiten in den Weg gestellt hätten. Man kann die Tiere in ganz wenig Wasser halten. Das einzige, was man verhindern muß, ist das Ueberhandnehmen von Bakterien und Pilzen. Ich habe deshalb in den Einzelkulturen das Wasser jeden dritten Tag gewechselt, wenigstens in den bei Zimmertemperatur gehaltenen Kulturen. In den Kältekulturen ist der Wasserwechsel nicht so oft notwendig. Nur die Wärmekulturen machen wirkliche Schwierigkeiten. Hier muß man das Wasser täglich wechseln, und selbst dann ist die übermäßige Vermehrung der Bakterien und Pilze oft kaum hintanzuhalten. Dazu kommt noch, daß die Tiere unter der hohen Temperatur sehr leiden und leicht absterben. Bei Zimmertemperatur und in der Kälte indessen habe ich Weibchen monatelang in Einzelkultur gezüchtet, vom Ausschlüpfen aus dem Kokon bis zur Ablage des letzten Kokons und zum schließlichen Alterstod, und habe auf diese Weise mehrere aufeinanderfolgende Generationen verfolgt. Als Kulturgefäße wurden keine Uhrschälchen genommen, sondern sogenannte Boveri-Schalen, Glasschalen mit geschliffenem Boden, unten 3 ½ cm, am oberen Rande 7 ½ cm im Durchmesser und 2 cm hoch. Der obere Rand war ebenfalls geschliffen, durch eine aufgeschliffene zweite Schale oder eine Glasplatte wurde die Schale bedeckt. Da die Schalen nur wenig Wasser enthielten, konnten die Kulturen unter dem Mikroskop rasch durchsucht und auch auf dem Boden abgesetzte Kokons — meist wurden sie auch in diesen Einzelkulturen im Randwinkel angebracht — mit starker Vergrößerung durchmustert werden.

Es bleibt noch übrig, einiges über die bei den zytologischen Untersuchungen angewandte Technik zu sagen. Von Fixierungsflüssigkeiten wurden probiert Sublimat-Eisessig, Gilsons Gemisch

in der Modifikation von Petrunkewitsch, Pikrinessigsäure, Bouins Gemisch sowie Flemmings Gemisch in verschiedenen Modifikationen. Die besten Resultate lieferten Sublimat-Eisessig sowie Petrunkewitschs Gemisch. Bei Fixierung mit den Flemmingschen Gemischen ließen sich die mit Dotter beladenen Weibcheneier meist schlecht schneiden; sie zeigten die Tendenz zu zerreißen und zu zerbröckeln. Am wenigsten geeignet erwies sich Pikrinessigsäure. Die gleiche Erfahrung machten Nelson und Shearer. v. Malsen hingegen gibt an, mit Pikrinessigsäure gute Resultate erzielt zu haben. Seine Abbildungen freilich sprechen nicht für eine befriedigende Fixierung seines Materials.

Die 5 μ dicken Schnitte wurden gefärbt mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Eosin. Dabei erwies es sich als zweckmäßig, statt mit Eisenalaun mit salzsaurem 70%igem Alkohol zu differenzieren. Bei Eisenalaun-Differenzierung blieben die Dotterschollen in den Weibcheneiern vollständig schwarz, was häufig beim Studium der Kernstrukturen sehr hinderlich war. Bei Salzsäurealkohol-Differenzierung hingegen gaben die Dotterschollen den Farbstoff sehr rasch ab, während die Kernsubstanzen sich langsamer entfärbten. Als Kontrollfärbungen und zum speziellen Studium der Nukleolenverhältnisse wurden benutzt: Safranin-Lichtgrün, Delafields Hämatoxylin-Eosin, Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin, die Zimmermannsche (Jodgrün-Fuchsin), die Obstsche (Boraxkarmin total — Methylgrün) Nukleolenfärbung sowie das sogenannte Triacidgemisch, die Ehrlich-Biondi-Heidenhainsche Farblösung. Neben der Untersuchung von Schnittpräparaten war auch das Studium von Totalpräparaten sehr erfolgreich. An mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparaten konnte die ganze Eireifung sehr gut verfolgt werden. Auch gleichzeitige Fixierung und Färbung der Tiere und Kokons mit Schneiders Essigsäurekarmin führte zu befriedigenden Resultaten. Bei der Herstellung der Totalpräparate wurde eine ebenso einfache wie zweckmäßige Methode angewandt. Ließ man ein Deckgläschen auf die an der Wasseroberfläche in großer Zahl schwimmenden Kokons fallen, so hafteten diese am Deckgläschen, und meist blieb beim Abheben auch eine größere Zahl der zwischen den Kokons umherkriechenden Weibchen daran hängen. Auf diese Weise konnte auch reiches Material zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses in den Massenkulturen gewonnen werden.

2. Das Männchen von Dinophilus apatris.

Die Männchen von Dinophilus apatris (Tafel II Fig. 1 und 2) sind, wie schon Korschelt (1882) beschrieben hat, mikroskopisch kleine, außerordentlich rudimentäre Wesen von infusorienartigem Aussehen. Während die Weibchen bis zum geschlechtsreifen Zustand ungefähr das Fünffache ihrer ursprünglichen Größe erreichen — die geschlechtsreifen Weibchen sind durchschnittlich 1 ¼ mm lang —, wachsen die Männchen überhaupt nicht, sie werden nicht größer, als die kleinen Eier sind, aus denen sie sich entwickeln, deren Längsdurchmesser nur etwa $^1/_{20}$ mm beträgt. Solange die Männchen noch von der Eihülle umschlossen sind, haben sie eine annähernd rundliche Gestalt. Wenn die Eihülle durchbrochen ist, nehmen sie eine mehr gestreckte Form an, doch bleiben sie zeit ihres Lebens sehr metabolisch. Das Hinterende ist etwas breiter als das Vorderende, in der Mitte ist eine schwache Einschnürung bemerkbar. Bauchseite und Vorderende der Männchen sind bewimpert. Die Bewimperung der Bauchseite wird gebildet durch zahlreiche kurze, gleichmäßig verteilte Zilien, die Wimpern am Vorderende haben verschiedene Größe und sind größtenteils länger und kräftiger als die der Bauchseite. Die kräftigsten Wimpern sind in der Form eines Ringes angeordnet, der wohl dem ersten Kopfwimperringe des Weibchens entspricht und ebenso wie dieser diskontinuierlich ist; beide sind auf der Dorsalseite unterbrochen (Fig. 2 und 3). Ist schon die genaue Feststellung der Anordnung der Wimpern beim Weibchen schwierig, so erst recht bei dem viel kleineren, glashellen Männchen. Bisher ist der Wimperring des Männchens immer als einfacher, vollständig geschlossener Ring beschrieben worden. Er ist indessen, wie gesagt, auch hier unterbrochen. Beim Weibchen liegen die Enden des „Ringes" auf der Dorsalseite zwischen den Augen, beim Männchen, das keine Augen besitzt, hat der Wimperring die Form einer in der ersten Windung abgebrochenen Spirale. Aehnlich wie beim Weibchen steht auch beim Männchen vor dem ersten Wimperring noch eine Anzahl teils kleiner, teils längerer Wimpern, doch fehlen die für das Weibchen charakteristischen Tasthaare. Die Zahl der Wimpern am Vorderende des Männchens variiert übrigens augenscheinlich, denn bisweilen erscheint die ganze Partie vor dem Wimperring mit Cilien besetzt; die gleiche Beobachtung machte Shearer.

Die innere Anatomie des Dinophilus-Männchens ist sehr einfach.

Der Darmkanal fehlt vollständig, ebenso fehlen die Augen und sonstigen Sinnesorgane. Auch Exkretionsorgane sind nicht bekannt. Das Männchen ist eigentlich nichts weiter als ein muskulöser Sack mit Geschlechtsapparat. Der Bau des Geschlechtsapparates ist bei der Kleinheit und Durchsichtigkeit des Tierchens nicht leicht zu ermitteln. Beim lebenden Tier sieht man in der Mitte eine große, glashelle Blase, die den Hoden darstellt, richtiger die Hoden, denn wenn man das Tier etwas preßt, erkennt man zwei ovale oder bohnenförmige Gebilde, die den größten Teil des Leibes einnehmen, oben zusammenstoßen und mit Spermien dicht gefüllt sind. Bisher ist der Hoden meist als unpaares Organ beschrieben worden, zuerst von Metschnikoff (1881), der „im Innern nur ein einziges stark auffallendes Organ, einen geräumigen Hodensack" gesehen hat. Korschelt (1882) hat den Hoden nicht erkannt; das, was er als „helle Bläschen (Mutterzellen der Spermatozoen?)" bezeichnet, hat, wie wir gleich sehen werden, mit dem Hoden nichts zu tun. Ueberdies enthält der Hoden des voll entwickelten Männchens nur fertige Spermatozoen, keine Spermatozyten oder gar Spermatogonien. Repiachoff (1886) machte die gleiche Beobachtung wie Metschnikoff und bildet den Hoden auch als einheitliches, rundliches Organ ab. Am genauesten hat Prowazek (1900) die Anatomie des Männchens studiert, aber auch er beschreibt den Hoden als unpaares Gebilde und gibt eine entsprechende Abbildung. Nelson (1907), der überhaupt nur ein einziges männliches Individuum beobachtete, lehnt sich in seiner Beschreibung und Abbildung ganz an Korschelt an. Shearer (1912) ist der erste, der die männliche Keimdrüse als paariges Organ erkannt hat. Allerdings sind die von ihm als Hoden dargestellten Teile, wenn ich sie mit meinen Beobachtungen vergleiche, in seinen Abbildungen viel zu klein gezeichnet. Wie umfangreich die Hoden sind, ist am besten aus Schnitten durch Männchen oder männliche Embryonen ersichtlich (Fig. 6—11 Tafel III). Sie füllen den größten Teil des Körperinnern aus. Eine scharfe Trennung der beiden Hoden ist an den Schnitten nicht feststellbar. Offenbar ist die Wand der Hodensäcke außerordentlich fein und dünn. Auch beim lebenden Tier schmiegen sich die beiden Hoden dicht aneinander, und nur nach schwachem Druck tritt jeder als scharf umgrenztes Gebilde deutlich hervor. So ist es verständlich, daß sie meist als unpaar beobachtet wurden.

Deutlicher als die Keimdrüse läßt sich der Penis erkennen

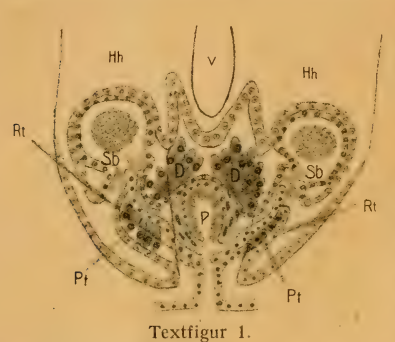
(Fig. 2). Er ist ein konischer, muskulöser Körper, der in einer Tasche am Hinterende liegt, einer Einstülpung der Körperwand. Durch einen feinen Kanal, durch den der Penis vorgeschoben zu werden vermag, öffnet sich die Tasche nach außen. Betrachtet man den Penis des lebenden Tieres bei stärkster Vergrößerung, so hat man den Eindruck, als sei er kanelliert oder gerillt. Schon Repiachoff hat diese Struktur bemerkt und dargestellt, auch die späteren Untersucher beobachteten sie. Wie zuerst Prowazek fand, handelt es sich indessen nicht um eine Oberflächenstruktur, sondern die scheinbare Kanellierung ist zurückzuführen auf stäbchenförmige Einlagerungen im Penis. Auf Schnitten (Fig. 8—10) lassen sich diese Elemente, die wahrscheinlich von fester Konsistenz sind und zur Versteifung des Penis dienen, am besten nachweisen. Was die Verbindung des Penis mit dem Hoden anbetrifft, so ist diese außerordentlich schwer nachzuweisen. Nach Korschelt ist der Penis in seiner Längsachse von einem Kanal durchbohrt, der sich nach dem Leibesraum zu erweitert, wie er aber weiter verläuft, konnte Korschelt nicht mit Bestimmtheit erkennen. Daß der Penis hohl ist, sah ich ebenfalls — am lebenden Tier besser als am konservierten und auf Schnitten —, aber ich suchte vergeblich nach der Verlängerung des Kanales nach dem Leibesraum, die ja irgendwie von den Hoden her zu dem Begattungsglied führen müßte. Eine Leibes höhle, in die die Samenfäden hineinfallen könnten, ist nicht vorhanden. Nach meiner Ansicht ist der Penis an seiner Basis nicht von einem Kanal durchbrochen. Ich glaube indessen bemerkt zu haben (Fig. 2), daß von den Hoden her feine Kanäle in die Tasche oder Penisscheide führen. Die Verhältnisse sind aber, wie nochmals betont sei, bei der Kleinheit des Objektes und der Zartheit der Gewebe so außerordentlich schwer mit Sicherheit zu beobachten, daß möglicherweise auch eine Täuschung vorliegt. Neben dem Penis glaubt Prowazek zwei Anhangsdrüsen erkannt zu haben. Auch ich sah hin und wieder an der gleichen Stelle Gebilde, die ich als Drüsen ansprechen möchte. Weiterhin beschreibt Prowazek „eine eigenartige zahnartige Bildung“ am Vorderende des Männchens, die er für einen Haftapparat hält. Dieser soll bei der Begattung eine Rolle spielen. Ich konnte nichts Derartiges erkennen. Auch bei Zusatz von Neutralrot, durch das die terminalen Haftbildungen gefärbt werden sollen, vermochte ich sie nicht wahrzunehmen. Ich wüßte auch nicht, wie ein solcher Haftapparat bei der Begattung, die ich weiter unten beschreiben

werde, funktionieren sollte. Hingegen entdeckte ich einen anderen Haftapparat, vermittels dessen sich das Männchen bei der Begattung am Weibchen festhält. Ich bemerkte ihn erst, als ich die Begattung beobachtete (Fig. 1), konnte ihn dann aber auch bei anderen, nicht kopulierenden Männchen feststellen. Er besteht aus zwei flachen Sauggruben am verbreiterten Hinterende rechts und links vom Penis (Fig. 1 und 2). Beim nicht kopulierenden Tier sieht man sie nur bei günstiger Lage des Männchens, zudem treten sie nicht so deutlich hervor, wie wenn sie bei der Begattung durch Muskelkontraktionen vertieft werden.

Es bleibt schließlich noch ein Gebilde zu besprechen, das im Vorderteile liegt (Fig. 1 und 2), und dessen Bedeutung nicht ganz klar ist. Es hat in der Regel ungefähr die Form eines gleichseitigen Dreiecks, dessen eine Spitze nach hinten gerichtet ist, jedoch kann es auch fast rund sein, wie es Korschelt zeichnet, oder es kann sogar in zwei Portionen getrennt sein, wie es Prowazek abgebildet hat. Das Gebilde setzt sich zusammen aus zahlreichen stark lichtbrechenden Körnchen, die sich mit Neutralrot nicht färben. In mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparaten (Fig. 8—10) haben sie ein sehr charakteristisches Aussehen: sie stellen unregelmäßig gestaltete, scharf konturierte Körnchen mit hellem Inneren dar. Korschelt hat das Gebilde als „helle Bläschen“ beschrieben und brachte diese, wie bereits erwähnt, fälschlicherweise mit den Spermatozoen in Verbindung. Shearer spricht von einer „körnigen Dottermasse“, die sich im Innern des Männchens findet, und welche ihm während seiner kurzen Lebensdauer zur Nahrung dienen soll. Es scheint, daß er damit diese Konkretionen meint. Daß sie Reservestoffe darstellen, halte auch ich für sehr wahrscheinlich, eine Annahme, für die mir vor allem auch die Aehnlichkeit der Körnchen mit ebenfalls stark lichtbrechenden Konkretionen in den Magen- und Darmzellen der Weibchen zu sprechen scheint. So ist vielleicht das Gebilde als das letzte Ueberbleibsel des Darmtraktus zu betrachten.

Es ist von Interesse, den Geschlechtsapparat des Männchens von Dinophilus apatris mit dem einer Dinophilus-Spezies zu vergleichen, bei welcher das Männchen nicht rudimentär ist. Die Gattung Dinophilus besteht nämlich aus zwei Gruppen, von denen nur für die eine der Geschlechtsdimorphismus charakteristisch ist, während in der anderen Gruppe Weibchen und Männchen sich in der

Größe nicht unterscheiden. Zu dieser Gruppe gehört z. B. der im Weißen Meer vorkommende Dinophilus, dessen Bau und Entwicklung Schimkewitsch (1895) untersucht hat. Ich gebe in Textfigur 1 eine schematische Abbildung des männlichen Geschlechtsapparates dieser Form nach Schimkewitsch wieder. Von den Hoden, die zwei lange, unter dem Darmkanal verlaufende Schläuche darstellen, ist nur der hintere Teil der Hodenhöhle (Hh) mit dem unpaaren Verbindungsstück (V) eingezeichnet. Mit dem Penis (P) haben die Hoden keine direkte Verbindung. Das Sperma gelangt von den Hoden in die Samenblasen (Sb), die, wie Harmer (1889) als erster bei Dinophilus taeniatus, einer ebenfalls nicht dimorphen Art, erkannt hat, die Segmentalorgane des fünften Segments darstellen. Von den Samenblasen führen Kanäle in die Penisscheide, und von hier gelangt das Sperma in den hohlen Penis (P) hinein, der ausgestülpt werden kann. Seitlich sitzen an der Penisscheide zwei Gruppen von Drüsen (D). Paarige Muskelstränge, Protractores (Pt) und Retractores (Rt), die von der Körperwand entspringen, dienen zur Bewegung der Penisscheide.



Textfigur 1.

Schema der männlichen Geschlechtsorgane des Dinophilus vom Weißen Meere. Hh Hodenhöhle, V unpaares Verbindungsstück der Hoden, Sb Samenblasen, D Drüsen der Penisscheide, P Penis, Pt Protractores und Rt Retractores der Penisscheide. (Nach Schimkewitsch).

Nehmen wir an, daß das Männchen von Dinophilus apatris von einer Form mit ähnlich gebautem Geschlechtsapparat abstammt, so ist auch dieses Organsystem des apatris-Männchens als weitgehend rückgebildet zu betrachten. Mit der Größe des Gesamtindividuums mußten auch die Hoden reduziert werden, wenn auch ihre Reduktion nicht im gleichen Verhältnis wie die Körperreduktion erfolgte; beim apatris-Männchen füllen sie das Tier ja fast vollständig aus. Die Samenblasen sind ebenso wie die übrigen Segmentalorgane verschwunden. Als ihre Reste möchte ich die Ausführungsgänge ansehen, die beim apatris-Männchen das Sperma direkt von den Hoden in die

Penisscheide leiten. Der Bau des Penis des apatris-Männchens scheint ganz ähnlich zu sein wie bei der von Schimkewitsch beschriebenen Form. Die äußere Schicht des Penis ist bei der Form aus dem Weißen Meere aus langen, der Längsachse des Penis parallel verlaufenden Zellen zusammengesetzt, die „stäbchenförmige Ablagerungen" enthalten, dieselben Bildungen, die wir auch beim apatris-Männchen gefunden haben. Die innere Wand des Penis ist mit drüsigem Epithel ausgekleidet. Ob dies auch beim apatris-Männchen der Fall ist, vermag ich nicht zu sagen, halte es aber sehr wohl für möglich. Die Kleinheit des Objektes, das von vielen Infusorien an Größe weit übertroffen wird, gestattet eben nicht eine so detaillierte Untersuchung der Verhältnisse wie bei der Form aus dem Weißen Meere. Die Herausbeförderung der Spermien bei der Begattung kann bei beiden Formen in ähnlicher Weise erfolgen. Durch die Kontraktion der Muskulatur der Samenblasen bzw. der Leibesmuskulatur wird das Sperma aus den Samenblasen bzw. aus den Hoden in die Ausführungsgänge getrieben, gelangt in die Penisscheide, füllt den hohlen Penis und wird dann vermittels dieses in das Weibchen befördert. Wäre die Verbindung der Hoden mit dem Penis bei Dinophilus apatris so, wie Korschelt vermutet, so müßte der Vorgang hier in ganz anderer Weise vor sich gehen als bei der Spezies Schimkewitschs. Die Drüsen der Penisscheide scheinen bei Dinophilus apatris ebenfalls vorhanden zu sein, wenn auch in stark rückgebildetem Zustande. Ebenso sind wahrscheinlich die Penisscheidenmuskeln vorhanden. So läßt der Bau des Geschlechtsapparates des rudimentären Dinophilus-Männchens immerhin noch manche Anklänge an seine ursprüngliche Gestalt erkennen.

Ueber die Lebensweise des Männchens von Dinophilus apatris ist nicht viel zu sagen, da seine Lebenszeit ja nur von ganz kurzer Dauer ist. Die längste Zeit, die Korschelt ein Männchen am Leben erhielt, betrug 10 Tage. In meinen Einzelkulturen bei Zimmertemperatur lebten die Männchen ungefähr 8—10 Tage, doch fand ich zwei Männchen noch am 20. Tage nach dem Ausschlüpfen der Weibchen lebend im Kokon, am 21. waren sie abgestorben. Niedere Temperaturen verlängern die Lebensdauer der Männchen ebenso wie die der Weibchen. Nach Shéarer verläßt das Männchen gewöhnlich den Kokon überhaupt nicht, die Begattung erfolgt kurz vor dem Ausschlüpfen der Weibchen innerhalb des Kokons. Das ist in der Tat der Fall. Das Weibchen wird durch den Bruder begattet,

der sich mit ihm im gleichen Kokon entwickelt hat, Inzucht ist die Regel.

Den Vorgang der Begattung zeigt Fig. 1 auf Tafel II. Sind Weibchen und Männchen im Kokon voll entwickelt, so sieht man sie sich vermittels ihrer Bewimperung in ihren Eihüllen lebhaft bewegen. Sie rotieren dauernd um sich selbst, das U-förmig in der Eihülle liegende Weibchen sucht sich zu strecken, auch das zunächst rundliche Männchen dehnt seine Eihülle, und so werden schließlich von beiden die Eihüllen gesprengt, und beide können sich in dem Kokon frei bewegen. Auf Fig. 1 sind die zerrissenen Eihüllen noch innerhalb des Kokons sichtbar. Während das Weibchen gleich weitere Versuche macht, auch die Gallerte zu zerreißen und vollständig frei zu werden, macht sich das Männchen an das Weibchen heran, setzt sich ihm in der Gegend des vorletzten Segmentes seitlich an, indem es sich mit den Haftgruben festhält, und nimmt die Begattung vor. Man sieht, wie es unter heftigen Kontraktionen des ganzen Körpers seinen Penis durch die Körperwand des Weibchens hindurchstößt — wobei wahrscheinlich die stäbchenförmigen Einlagerungen im Penis die Hauptaufgabe haben —, um dann die Samenfäden in die Leibeshöhle des Weibchens übertreten zu lassen. Durch die lebhaften Bewegungen des Weibchens zerreißt die gallertige Hülle, und das Weibchen verläßt den Kokon. Ist die Begattung, die etwa eine Minute in Anspruch nimmt, noch nicht beendet, so wird das anhaftende Männchen mit aus dem Kokon herausgetragen, löst sich dann aber sehr bald von dem Weibchen. In dem in Fig. 1 abgebildeten Falle schlüpfte das Männchen nach der Begattung wieder in den Kokon und wurde in diesem 9 Tage lang lebend beobachtet. Das Zurückschwimmen in den Kokon war wohl eine zufällige Erscheinung; allerdings beobachtete Shearer einen ähnlichen Fall. Meist bleiben die Männchen im Kokon, bisweilen findet man sie unmittelbar neben dem Kokon oder doch in seiner nächsten Nähe liegend. Immer aber sind die Lebensäußerungen der Männchen, sobald sie die Begattung hinter sich haben, sehr gering. Sie bewegen sich kaum noch von der Stelle, und nur an den gelegentlichen Kontraktionen und den Bewegungen ihrer Wimpern erkennt man, daß sie noch leben. Ob ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann, habe ich nicht beobachtet, doch muß dies wohl der Fall sein, da die Weibchen in der Ueberzahl vorhanden sind.

Auch bei Dinophilus taeniatus durchbohrt nach der Beobach-

tung Harmers (1889) bei der Begattung das Männchen mit seinem Penis die Haut des Weibchens. Schimkewitsch, der selbst die Begattung nicht beobachtet hat, bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe und glaubt, daß die eigentliche Begattung vermittels der Geschlechtsöffnung geschieht. Nun ist es allerdings bei Dinophilus taeniatus, bei dem das Ovar einen wesentlich komplizierteren Bau aufweist als bei Dinophilus apatris, nicht ohne weiteres verständlich, wie das Sperma an Ort und Stelle gelangt. Für Dinophilus apatris glaube ich mit Bestimmtheit sagen zu können, daß die Begattung nicht unter Benutzung der Geschlechtsöffnung vor sich geht; wenigstens nicht vor sich gehen muß. Eine ähnliche Art der Begattung ist ja auch bei vielen Rotatorien üblich. Auch hier wurde wiederholt bestritten, daß die Begattung durch die Körperwand von Erfolg sei, doch kann heute kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß dieser Begattungsmodus bei vielen Gattungen der normale ist [1]).

3. Das Weibchen von Dinophilus apatris.

Ueber den Bau des Weibchens von Dinophilus apatris (Tafel II Fig. 3) begnüge ich mich mit einigen kurzen, speziell auf den Geschlechtsapparat bezüglichen Bemerkungen, da einmal die Weibchen durch Korschelt (1882) und die späteren Beobachter eingehend beschrieben worden sind, und zudem ich selbst genaue Untersuchungen nicht vorgenommen habe. Einiges über die Form des eben ausgeschlüpften und des geschlechtsreifen Weibchens sowie über die Gestaltung der Kopfwimperringe habe ich bereits weiter oben gesagt. Die Unterschiede, die hier zwischen Dinophilus apatris und Dinophilus gyrociliatus bestehen sollen, existieren meiner Ansicht nach nicht. Ein weiterer Unterschied soll der sein, daß Dinophilus gyrociliatus einen Analwimpering besitzt, Dinophilus apatris nicht (Nelson 1907). Auch bei Dinophilus gyrociliatus ist indessen nach Shearer (1912) dieser Wimperring „much reduced", und ebenso sagt Nelson (1907) von Dinophilus

[1]) Die rudimentären Männchen der Rotatorien weisen auch in ihrer Organisation manche Aehnlichkeit mit den Dinophilus-Männchen auf. Man vergleiche z. B. die Beschreibung des Männchens von Lacinularia socialis von Hamburger (1907) mit unserer Darstellung des Dinophilus-Männchens. Weiteres über die verwandtschaftlichen Beziehungen des Dinophilus zu den Rotatorien im allgemeinen Teil.

conklini, daß der Wimperring kaum diesen Namen verdient. Soweit meine Beobachtungen reichen, kann von einem Fehlen des Analwimperringes (des neunten Wimperringes) bei Dinophilus apatris nicht die Rede sein, doch ist er hier wie dort rückgebildet. Korschelt spricht zwar nur von acht Wimperringen, zeichnet aber auch am Schwanzanhang eine Anzahl Wimpern ein. Die Zahl der Wimpern scheint zu variieren. Schließlich sollen Dinophilus gyrociliatus und conklini vorne am Kopf außer einer Anzahl kurzer Wimpern zwei lange Sinneshaare (Tasthaare) besitzen, Dinophilus apatris vier. Meine Individuen wiesen allerdings, soviel ich sah, vier Tasthaare (zwei Paare) auf (Fig. 1, 3 und 4), aber es wäre doch noch eine genauere Untersuchung notwendig, um festzustellen, ob nicht auch dieses Merkmal der Variation unterworfen ist.

Beim eben ausgeschlüpften Weibchen, dessen Länge etwa ¼ mm beträgt, ist im Leben vom Ovar kaum etwas zu sehen. Erst wenn das Weibchen heranwächst und auch die Eizellen größer werden, werden diese sichtbar. Das Ovar, das unpaar ist — bei den nicht dimorphen Dinophilus-Arten ist es paarig —, liegt in der Nische zwischen Magen und Enddarm auf der ventralen Seite. Je nach der Temperatur vergehen 10—20 Tage vom Tage des Ausschlüpfens bis zur Absetzung des ersten Kokons. In dieser Zeit wächst das Weibchen auf etwa 1 mm heran. Auch nach der Ablage des ersten Kokons wächst es noch und erreicht ungefähr 1 ¼mm Länge, bisweilen noch mehr. Weibchen, die zur Ablage reife Eier enthalten, sind schon makroskopisch kenntlich. Die großen, dotterreichen, in der Aufsicht weißlichen Weibcheneier nehmen einen großen Raum im Tier ein und drängen Magen und Darm ganz zur Seite. Die Eier in dem in Fig. 3 abgebildeten Weibchen haben ihre endgültige Größe noch nicht erreicht. Immer entwickeln sich neben den großen Eiern auch kleine Männcheneier. Sie füllen die Zwischenräume zwischen den Weibcheneiern aus, oft werden sie in die Weibcheneier geradezu hineingepreßt. In der Regel enthalten die Kokons nur wenige Eier, 2—3 Weibcheneier und 1—2 Männcheneier. Kokons mit 5 Weibchen- und 4 Männcheneiern, wie der in Fig. 5 abgebildete, sind selten; genaue Angaben über das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern werden im experimentellen Teil gegeben. Reifen zahlreiche Weibcheneier zu gleicher Zeit — die höchste beobachtete Zahl waren außer 8 Männcheneiern 15 Weibcheneier in einem Kokon! —, so erscheint das Weibchen gänzlich deformiert; der Körper ist stark

aufgetrieben, die Eier beschweren das Tier so, daß es sich kaum zu bewegen vermag.

Den Vorgang der Eiablage illustriert Fig. 4. Das Weibchen hat 2 Weibcheneier und 1 Männchenei abgesetzt und ist gerade im Begriffe, den Kokon um die Eier abzuscheiden. Das Hinterende des Tieres sieht man von der rechten Seite, im übrigen liegt das Tier in Rückenansicht. Die Absicht des Weibchens, Eier abzusetzen, erkennt man an seinem Verhalten. Es schwimmt nicht wie gewöhnlich im Wasser lebhaft umher, sondern verharrt an einer Stelle, dauernd laufen peristaltische Wellen über das ganze Tier hin, durch die die Eier, die in ihrer Form sehr veränderlich sind, langsam nach hinten gepreßt werden, bis sie schließlich aus der an der Ventralseite liegenden Geschlechtsöffnung herauskommen. Da die Geschlechtsöffnung sehr eng ist und sich nicht bis auf den Durchmesser der Weibcheneier. zu erweitern vermag, müssen diese, wie Korschelt sagt, „in einem ganz dünnen Strahl" austreten, und selbst die in der Mitte der Eier liegenden, als heller Fleck sichtbaren Keimbläschen oder richtiger ersten Reifungsspindeln — denn zur Zeit der Ablage der Eier sind, wie wir nachher sehen werden, immer die Keimbläschen schon aufgelöst und die Spindeln bereits gebildet — werden deformiert. Sobald die Eier ausgetreten sind, nehmen sie eine ovale Form an, die weiblichen wenigstens; die männlichen besitzen annähernd Kugelform. Die genaue Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung ist nicht leicht zu ermitteln. Schon Korschelt hebt die Schwierigkeit hervor, sie überhaupt nachzuweisen. „Die Geschlechtsöffnung schließt sich unmittelbar," so sagt er, „nachdem die Eier abgelegt worden sind, und weder am lebenden Tier noch am Präparat konnte ich eine Spur von ihr entdecken." Auch ich suchte lange Zeit am lebenden Tier wie an Präparaten vergeblich nach der Geschlechtsöffnung, bis ich schließlich ebenfalls die Eiablage beobachten konnte. Nach meiner Beobachtung liegt sie etwas weiter vorne, als Korschelt sie einzeichnet. Sie liegt, soviel ich sehen konnte, vor dem Analwimperring, d. h. zwischen dem 8. und dem 9. Wimperring auf der Ventralseite des letzten Segmentes.

Nach Schimkewitsch sind bei dem Dinophilus aus dem Weißen Meere die Eileiter paarig und münden rechts und links vom After in seiner nächsten Nähe. Er vermutet, daß auch bei Dinophilus apatris zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden sind, und daß der von Korschelt beobachtete Austritt der Eier aus einer

unpaaren Oeffnung an der Bauchseite vor dem After eine künstliche Erscheinung war, vielleicht zurückzuführen auf einen Druck, der auf das Tier ausgeübt wurde, so daß ein Riß entstand. Die genaue Beschreibung des Vorganges, die Korschelt gibt, schließt indessen meines Erachtens eine solche Annahme von vornherein aus. Es ist aber auch sehr wohl möglich, daß Schimkewitschs Form eine paarige Geschlechtsöffnung hat, während sie bei unserer Form in der Tat unpaar ist; in der Gruppe der monomorphen Dinophilus-Arten ist auch das Ovar — von einer Ausnahme, Dinophilus gigas, abgesehen — paarig und viel komplizierter gebaut als in der Gruppe der dimorphen Arten.

Ueber die Entstehung des Kokons gibt Shearer folgende Beschreibung. Das zur Ablage der Eier bereite Weibchen zieht sich zu einer runden Masse zusammen und scheidet aus den großen Schleimzellen der „Cuticula", die in besonders großer Zahl in der Gegend der Wimperringe liegen, Schleim in Menge aus, so daß es von einer dicken Schleimschicht vollständig eingehüllt wird. Hierauf läßt das Weibchen die Eier austreten und kriecht aus dem Schleim, der erhärtet, heraus, die Eier darin zurücklassend. Nach meinen Beobachtungen geht die Bildung des Kokons etwas anders vor sich. Das Material für den Kokon wird allerdings von den zahlreich vorhandenen Schleimdrüsen der Haut geliefert. Die Angabe Korschelts, daß die gallertige Masse schon vor der Ablage der Eier vorhanden sei, beruht auf einem Irrtum. Sowie die Eier austreten, sieht man, wie von den Schleimdrüsen an den Wimperringen her das Sekret die Eier umfließt und, offenbar infolge der Berührung mit dem Wasser, alsbald erhärtet. Der Kokon erhält dadurch seine endgültige Form, und das Weibchen kriecht davon. Sobald die Eier abgesetzt sind, hebt sich um jedes Ei, wahrscheinlich auch als eine Folge der Berührung mit dem Wasser (Osmose), eine Membran ab (Fig. 5), die Dotterhaut. Die Richtungskörper liegen später in dem Raum zwischen dieser Membran und dem Ei (Fig. 5).

Die Vorliebe der Weibchen, ihre Kokons im Randwinkel abzusetzen, wurde bereits betont. Diese Vorliebe hat, wie mir scheint, mechanische Ursachen. Die Beobachtung lehrt, daß das Weibchen die Eier unter großen Anstrengungen absetzt. Kriecht es nun im Randwinkel in die Höhe, so quetscht es sich gewissermaßen in die ganz feine Wasserschicht hinein, auf seinen Körper wird allseitig ein Druck ausgeübt, und das erleichtert offenbar das Zurückschieben und Auspressen der Eier.

Zytologische Untersuchungen.

4. Die Spermatogenese.

Ueber die Entwicklung des rudimentären Dinophilus-Männchens ist bisher nur sehr wenig bekannt. Korschelt (1882) und Prowazek (1900) machen einige kurze Angaben darüber, letzterer stellt in seinem Aufsatz eine ausführliche Arbeit in Aussicht, die aber leider nicht erschienen ist. Prowazek macht die interessante Mitteilung, daß von den durch die erste Furchungsteilung des Männcheneies entstehenden beiden ungleichen Zellen die große nur die Gonaden und die mesodermalen Bestandteile bildet, während im Weibchenei aus der großen Blastomere mesodermale wie auch ekto- und entodermale Elemente hervorgehen (vgl. auch Nelson 1904). Ueber die Richtigkeit dieser Angabe vermag ich nichts auszusagen, da ich die Entwicklung der Gonaden erst von einem späteren Zeitpunkte ab verfolgt habe. Eine genaue Untersuchung der Entwicklung des rudimentären Männchens wäre jedenfalls eine sehr interessante, wenn auch freilich nicht leichte Aufgabe. Die Entwicklungsdauer der Männchen beträgt bei Zimmertemperatur — ebenso wie die der Weibchen — etwa 7 Tage.

Schon auf einem sehr frühen Stadium der Embryogenese findet man auf Schnitten durch männliche Embryonen zahlreiche junge Geschlechtszellen, die den größten Teil des Leibesinnern ausfüllen (Fig. 6 auf Tafel III). Der Hoden ist paarig, doch liegen die beiden Hodensäcke, wie schon gesagt, so eng aneinander, daß die Grenze zwischen den beiden auf Schnitten kaum zu konstatieren ist, zumal da die Wände der Hodensäcke nicht von einem Epithel gebildet werden, sondern nur aus einer äußerst feinen Membran bestehen. Auch bei der von Schimkewitsch (1895) untersuchten Form aus dem Weißen Meere, also einer Dinophilus-Art mit nicht-rudimentären Männchen und wohlentwickelten Hoden, besteht übrigens die Hodenwand größtenteils nur aus einer Membrana propria. Die Kerne der jungen Geschlechtszellen unterscheiden sich von denen der somatischen Zellen durch ihre relative Größe und vor allem durch ihre viel stärkere Färbbarkeit. Während basische Farbstoffe von den Kernen der Somazellen kaum angenommen werden, treten die Spermatogonienkerne nach einer solchen Färbung immer sehr deutlich hervor. Nicht nur auf Schnitten, sondern auch an z. B. mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparaten heben sich die

Hoden durch ihre kräftige Färbung bei jungen und älteren Embryonen sehr scharf ab. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot hingegen bleiben die Hoden gänzlich ungefärbt, es färben sich jedoch sehr intensiv Granula verschiedener Größe in den Somazellen. Die Spermatogonienkerne enthalten ein feines Spirem, das den ganzen Kern durchzieht. Ein Nukleolus scheint nicht vorhanden zu sein, wenigstens nicht regelmäßig. Die Kerne liegen in fein granuliertem Zytoplasma, die Zellgrenzen sind meist undeutlich. Die Zellen befinden sich in reger Vermehrung, man beobachtet sehr häufig Mitosen, und zwar erfolgen die Teilungen in einzelnen Komplexen synchron (Fig. 6). Die Kleinheit und große Zahl der Elemente erlaubt nicht eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl, immerhin läßt sich mit einiger Gewißheit sagen, daß es mehr als 10 sind.

In etwas älteren Embryonen findet man in den Kernen der Geschlechtszellen die synaptischen Phänomene (Fig. 7), aus den Spermatogonien sind Spermatozyten erster Ordnung geworden. Wenn auch die Zellen zu klein sind, um Einzelheiten der im Kern um diese Zeit sich abspielenden Vorgänge zu ermitteln, so kann doch die Existenz einer Synapsis einwandfrei beobachtet werden. Die chromatischen Fäden oder Schleifen zeigen eine unipolare Anordnung, die einzelnen Fäden lassen sich in dem Bukett deutlich erkennen. Daß sich die Fäden zu einem dichten Klumpen oder Knäuel zusammenballen und das bilden, was man im engeren Sinne als Synapsis bezeichnet, beobachtete ich in der Spermatogenese nie, ganz im Gegensatz zur Ovogenese, für die die Bildung eines dichten chromatischen Knäuels nach dem Bukettstadium ein Charakteristikum ist. Sämtliche Hodenzellen weisen die synaptischen Phänomene gleichzeitig auf. Nachdem die unipolare Anordnung der Chromatinschleifen sich aufgelöst hat, folgen sehr bald die Reifungsteilungen (Fig. 8 und 9). Auch deren Verlauf genauer zu verfolgen, gestattet die Kleinheit des Objektes nicht. Die Teilungen gehen wieder in einzelnen Komplexen synchron vor sich. Bei dem in Fig. 8 dargestellten Embryo hat die Mehrzahl der Geschlechtszellen die Spermatozytenteilungen bereits hinter sich, auf der rechten Seite laufen sie — wahrscheinlich handelt es sich um die zweite Reifungsteilung — gerade ab. Von den Spermatogonienmitosen unterscheidet sich die Spermatozytenteilung durch die geringere Zahl der Chromosomen, doch sind die einzelnen Chromosomen, die in die Reifungsteilungen eintreten, größer als in den Spermatogonien. In Aequatorialplatten,

die mit der Fläche im Schnitt liegen (Fig. 8), zählt man etwa 10 Chromosomen. Das ist, wie Eireifung und Embryonalentwicklung lehren, die haploide Chromosomenzahl. Es findet also vor den Reifungsteilungen eine Pseudoreduktion statt. Verschiedenheiten in der Größe der einzelnen Chromosomen sind, soweit sich das feststellen läßt, nicht vorhanden. Alle Elemente besitzen Kugelform. Die Größe der Kerne wird durch die Spermatozytenteilungen beträchtlich reduziert.

Nach Ablauf der Reifungsteilungen ballt sich das Chromatin mehr und mehr zusammen (Fig. 9 und 10), streckt sich dann in die Länge und wird zu einem spindelförmigen Körper, dem Kopf des Spermatozoons. Das Plasma wird größtenteils abgestoßen und wahrscheinlich resorbiert. So wandeln sich die Spermatiden in die reifen Samenfäden um, die aus dem spindelförmigen Kopf und einem kurzen Schwanzfaden bestehen. Die Hoden des voll entwickelten Männchens (Fig. 11) enthalten nur fertige Spermatozoen, die dicht gedrängt beieinander liegen. Fig. 11 ist nach einem Männchen gezeichnet, das allein noch im Kokon lag, die Weibchen hatten ihn bereits verlassen. Offenbar hatte das Männchen die Begattung schon ausgeführt. Dafür spricht einerseits die verhältnismäßig geringe Zahl von Spermatozoen, die sich noch in den Hoden befinden, und dann liegt neben dem Männchen eine Anzahl Samenfäden, die wahrscheinlich noch von der Begattung herrühren.

Zwingt uns auch die Ungunst des Objektes, uns mit diesen kurzen Feststellungen über die Spermatogenese zu begnügen, so lassen die Beobachtungen doch wenigstens den Schluß zu, daß die Spermatogenese in normaler Weise verläuft; nichts weist auf Besonderheiten hin. Alle Spermatiden und Spermatozoen scheinen gleich beschaffen zu sein, nichts spricht dafür, daß etwa zwei Sorten von Spermatozoen gebildet werden, die für die Geschlechtsbestimmung von verschiedener Bedeutung sein könnten.

5. Die Ovogenese bis zur Differenzierung der Eier.

Bei einem weiblichen Embryo, der kurz vor Beendigung seiner Entwicklung steht, ist das unpaare Ovar noch in sehr unentwickeltem Zustande. Es liegt in der Nische zwischen Magen und Enddarm auf der ventralen Seite und besteht aus einer in der Form eines Dreiecks angeordneten, verhältnismäßig geringen Zahl sehr kleiner Zellen.

Eingehüllt wird das Ovar von einem peritonealen Ueberzug, einer außerordentlich feinen Membran. Nur hie und da läßt sich einmal eine Epithelzelle mit kleinem Kern in der Hülle nachweisen. v. Malsen (1906), der die Membran ebenfalls beobachtete, hält sie für das Darmfaserblatt. Diese Annahme ist zurückzuführen auf die merkwürdige Anschauung, die sich v. Malsen über die Entstehung der Urgeschlechtszellen gebildet hat. v. Malsen glaubt beobachtet zu haben, daß sich Zellen aus der Darmwand loslösen, aktiv in den Raum unterhalb des Nahrungskanales zwischen Magen und Darm auswandern und zu Ureizellen werden. Durch die Ansammlung der Ureizellen soll das Darmfaserblatt vom Darmepithel abgehoben werden und so eine Hülle um das Ovar bilden. v. Malsen stützt seine Anschauung auf Angaben von Korschelt, der in seiner ersten Arbeit (1882) allerdings der Meinung Ausdruck gegeben hatte, die Eier entstünden aus dem Epithel des Darmkanals. v. Malsen hat aber ganz übersehen, daß Korschelt seine Angaben später (1887) berichtigt — v. Malsen scheint diese Arbeit Korschelts entgangen zu sein; er erwähnt sie weder im Text noch im Literaturverzeichnis — und erklärt hat, er würde heute auf eine solche Vermutung kaum mehr kommen. Von einer Entstehung der Urgeschlechtszellen aus der Darmwand kann gar keine Rede sein. Wie diese schon von sehr frühem Zeitpunkte scharf abgegrenzt ist, so auch das Ovar. Die Beobachtungen v. Malsens scheinen mir auf schlechte Fixierung seines Materials zurückzuführen zu sein. Aus welchem embryonalen Material die Gonade hervorgeht, hat Nelson in seiner Arbeit über die frühe Entwicklung des Dinophilus (1904) nachgewiesen; sie entstammt dem vierten Quadranten (D), genauer der linken hinteren Zelle des vierten Quartetts, der Zelle 4 d, der Urzelle des Mesoblasts, die auf dem 29-Zellen-Stadium gebildet wird. Die Gonade leitet sich somit aus der gleichen Zelle her wie bei den Polychäten.

Im Gegensatz zu dem männlichen Embryo ist bei einem weiblichen Embryo, der kurz vor dem Abschluß seiner Entwicklung steht, die Zahl der Keimzellen, wie gesagt, sehr gering. In einem einheitlichen Zytoplasma — Zellgrenzen sind keine zu erkennen — liegt eine Anzahl kleiner Kerne mit feinem chromatischem Netzwerk und großem Nukleolus (Fig. 12). Mitosen findet man selten, sie scheinen sehr rasch abzulaufen. Wie in der Spermatogenese erfolgen auch hier die Teilungen in einzelnen Bezirken gleichzeitig, und zwar verläuft

die Teilung derart synchron, daß sich alle Mitosen auf dem gleichen Stadium befinden, in Fig. 12 beginnt gerade die Anaphase.

Das Ovar des eben ausgeschlüpften Weibchens sieht ganz ähnlich aus (Fig. 13), nur hat sich die Zahl der Ovogonien bereits vermehrt. Auch jetzt gehen noch weitere Teilungen vor sich. v. Malsen (1906) gibt an, daß er auch mit seinen stärksten Vergrößerungen niemals Teilungsfiguren beobachten konnte. Auch Shearer (1912) sah keine Mitosen, ja er sah bei einem eben ausgeschlüpften Weibchen nicht einmal die Kerne der Ovogonien! Er beschreibt das Ovar auf diesem Stadium als „eine vollständig klare, homogene Masse von Zytoplasma, mit gleichmäßig verteilten Granulis". Durch Wachstum dieser Granula sollen die Ovogonien bzw. die Ovogonienkerne zustande kommen! Indem immer weitere Granula heranwachsen und zu Ovogonienkernen werden, füllt sich nach Shearer das ganze Ovar mit Ovogonien, die sich dann weiterhin amitotisch vermehren. Es ist wohl überflüssig, diese Shearersche Darstellung der Entstehung und Vermehrung der Ovogonien einer weiteren Diskussion zu unterziehen. Daß weder Shearer noch v. Malsen Mitosen beobachten konnten, ist mir gänzlich unverständlich. Sind auch die Spindeln klein und Mitosen selten, so ist doch keine sehr eingehende Untersuchung notwendig, um sie aufzufinden. Nelson (1907), dessen Arbeit freilich einen wesentlich sorgfältigeren Eindruck macht als die v. Malsens und die Shearers, hat bei Dinophilus conklini ebenfalls Zonen sich teilender Ovogonien gefunden.

Die Begattung der Weibchen erfolgt, wie wir gesehen haben, in der Regel kurz vor dem Ausschlüpfen innerhalb des Kokons. In fast jedem jungen Weibchen findet man denn auch das bei der Begattung empfangene Sperma, das in der Leibeshöhle liegt, in der Form eines mächtigen Ballens. Durch eine schleimige Masse, die wahrscheinlich das Produkt der neben der Penisscheide des Männchens liegenden Drüsen darstellt, werden die Spermien zusammengehalten. Da die Köpfe der Spermien sich mit basischen Farbstoffen intensiv färben, erkennt man sie besonders gut an Totalpräparaten von jungen Weibchen. Das durch die Begattung in die Leibeshöhle gelangte Spermienpaket wird neben den jugendlichen weiblichen Geschlechtszellen abgelagert. Zunächst bleiben die Spermien in dem Paket beisammen. Die jungen Ovogonien üben noch keine Anziehungskraft auf die Samenfäden aus, diese liegen ohne bestimmte

Orientierung in dem Paket (Fig. 14). Häufig sind zwei Spermienpakete vorhanden, von denen dann das eine rechts, das andere links vom Ovar liegt (Fig. 15). Ich vermute, daß jedes Paket einer Füllung des hohlen Penis und einer Ejakulation entspricht. Während v. Malsen „niemals in den Weibchen Spermatozoen entdeckte“, hat Shearer das erste Verhalten der Samenfäden im begatteten Weibchen richtig beobachtet, ist indessen mit der Deutung seiner weiteren Befunde wieder vollständig auf Abwege geraten. Ehe wir uns aber mit dem weiteren Schicksal der Samenfäden beschäftigen, wollen wir sehen, was aus den Ovogonien wird.

Je älter das Weibchen wird, desto mehr wachsen die Ovogonien heran (Fig. 14—17), der Charakter der Zellen wie der Kerne bleibt der gleiche. Mitosen werden seltener, auch geht die Vermehrung nicht mehr zonenweise vor sich, sondern es sind immer nur einzelne Zellen, die sich teilen (Fig. 15—17). Zellgrenzen sind nicht sichtbar, das ganze Ovar ist ein Synzytium, bestehend aus fein granuliertem Zytoplasma, in dem die Kerne liegen. Nur wenn sich ein Kern teilt, grenzt sich das umgebende Zytoplasma schärfer ab, es tritt eine Art Zellmembran auf, die aber nachher wieder verschwindet. Die Fasern der Spindeln sind sehr scharf ausgeprägt, eine Plasmastrahlung vermochte ich nicht zu entdecken, ebensowenig Zentrosomen und Zentriolen. Je älter die Ovogonien werden, desto mehr verdichtet sich das chromatische Netzwerk auf einer Seite des Kernes und ballt sich zusammen. Jeder Kern enthält einen großen Nukleolus, der von einem hellen Hof umgeben wird, d. h. das Retikulum legt sich dem Nukleolus nicht unmittelbar an, sondern umhüllt ihn in einem gewissen Abstand. Ob dieser helle Hof um den Nukleolus ein Kunstprodukt darstellt oder nicht, mag dahingestellt bleiben.

Auf dem in Fig. 18 wiedergegebenen Stadium bietet das Ovar gegenüber den vorhergehenden Stadien ein sehr verändertes Bild. Zunächst fällt auf, daß sehr deutliche Zellgrenzen vorhanden sind, jede Zelle ist von der benachbarten durch eine Membran scharf geschieden. Kern und Plasma haben an Größe weiterhin zugenommen. Mitosen findet man von nun an keine mehr, die Ovogonien sind zu Ovozyten erster Ordnung geworden. An den Kernen wird dies dadurch kenntlich, daß die synaptischen Phänomene auftreten. Die Chromatinschleifen ordnen sich unipolar an. Das Bukettstadium ist indessen in den Ovozyten (Fig. 18) bei weitem nicht so regelmäßig geformt wie in den Spermatozyten (Fig. 7). Während hier die ein-

zelnen Schleifen gleichmäßig gegen den einen Pol hin konvergieren, gehen sie in den Ovozyten wirr durcheinander und zeigen die Tendenz, sich zusammenzuballen und einen dichten Knäuel zu bilden, es resultiert eine typische Synapsis. Die Zusammenballung geht soweit, daß wir schließlich (Fig. 19) einen unregelmäßig geformten, nukleolusartigen Körper erhalten, einen „Chromatinnukleolus", wie er auch bei vielen anderen Objekten gebildet wird (siehe Buchner 1918); ich will ihn im folgenden, um Verwechslungen mit dem echten Nukleolus von vornherein auszuschließen, als Karyosphäre bezeichnen [1]). Von dem echten Plastinnukleolus unterscheidet sich die Karyosphäre durch Größe, Form und Färbbarkeit. An Größe übertrifft der Nukleolus die Karyosphäre beträchtlich. Die Oberfläche des Nukleolus ist immer glatt, meist ist er kugelrund, bisweilen erscheint er etwas abgeplattet oder oval. Die Karyosphäre hingegen ist selten ganz rund, häufig ist sie etwas in die Länge gezogen, zu Beginn ihrer Entstehung ist ihre Oberfläche vielfach runzelig und zackig. Mit zunehmendem Alter verliert der Nukleolus seine starke Färbbarkeit. Während er in den Ovogonien bei Eisenhämatoxylinfärbung auch bei starker Differenzierung (mag diese mit Eisenalaun oder mit salzsaurem Alkohol erfolgen) intensiv schwarz bleibt, ist er in den Ovozyten nach dem Bukettstadium meist blaß gefärbt, in seinem Innern sind häufig eine oder mehrere Vakuolen sichtbar. Die Karyosphäre ist bei Eisenhämatoxylinfärbung tiefschwarz. In den Ovogonien verbinden sich die Chromosomen während der Mitose und in schwächerem Maße das chromatische Retikulum in den Ruhekernen mit basischen (z. B. Safranin), der Nukleolus mit saueren Farben (z. B. Lichtgrün); allerdings ist zu bemerken, daß gerade für das Safranin, wie auch bei anderen Objekten vielfach, auch der Nukleolus besondere Vorliebe zeigt. In den jugendlichen Ovozyten zeigen Chromosomen und Nukleolarsubstanzen das gleiche färberische Verhalten wie in den Ovogonien. Nach dem von Jörgensen (1913) formulierten „Gesetz der umgekehrten Reaktionsweise der Kernkomponenten im wachsenden Ei" färben sich nach dem Bukettstadium die Chromosomen oxychromatisch, die Nukleolarsubstanzen basi-

---

[1]) Karyosphären definiert Brüel (1915) als „Klumpen aus dichtgedrängten oder verknäuelten Chromosomen, nur in Geschlechtszellen gefunden". Der Ausdruck stammt von Blackman (1903), der ähnliche nukleolusartige Zusammenballungen des Chromatins in den Spermatozyten von Scolopendra beschrieben hat.

chromatisch. Diese Regel hat auch für Dinophilus Geltung. Der Umschlag in der färberischen Reaktion der Kernsubstanzen tritt aber hier nicht gleich nach den synaptischen Phänomenen auf, sondern erst nach der nunmehr einsetzenden Verschmelzungsperiode; wir werden später auf diesen Umschlag noch zu sprechen kommen. Mit dem Ablauf der synaptischen Phänomene und der Bildung der Karyosphären ist die erste, nicht sehr umfangreiche Wachstumsperiode der Ovozyten beendet.

Die Verschmelzungsperiode stellt die zweite Wachstumsperiode der Ovozyten dar. Sie beginnt gleich nach Zusammenballung des Chromatins zur Karyosphäre (Fig. 19). Zwischen zwei benachbarten Zellen löst sich die Membran auf, so daß eine Zelle mit zwei Kernen entsteht. Die beiden ursprünglichen Zellen unterscheiden sich in nichts voneinander. Auch nach Auflösung der Zellmembran läßt sich zuerst nicht sagen, welcher von den beiden Kernen der Degeneration verfällt. Diese setzt aber immer bei dem einen der beiden Kerne sehr bald ein, und man findet in den in der Verschmelzungsperiode stehenden Ovozyten die verschiedensten Degenerationsstadien solcher aufgenommenen Kerne (Fig. 19—22). Zuerst schwindet die Kernmembran (Fig. 20). Dadurch gelangen Nukleolus und Karyosphäre ins Zytoplasma, wo auch sie langsam ihrer Auflösung entgegengehen (Fig. 21 und 22). Ehe die letzten Reste des „gefressenen" Kernes verschwunden sind, kann schon wieder eine neue Zelle aufgenommen werden (Fig. 19 und 22), der dann das gleiche Schicksal widerfährt. So wächst die Ovozyte auf Kosten ihrer Nachbarzellen. Eine Dominanz bestimmt gearteter Ovozyten über andere ist dabei, wie nochmals betont sei, niemals zu konstatieren. Ich hebe das besonders gegenüber den Angaben v. Malsens hervor, nach dessen Beobachtungen zu Beginn der Verschmelzungsperiode zwar auch die Zellen „nicht den geringsten erkennbaren Unterschied" zeigen; um die bereits durch Verschmelzung herangewachsene kugelförmige „Ovogonie" aber soll sich ein Mantel kleiner „Nährzellen" sammeln, die dann ebenfalls gefressen werden. Eine derartige Differenzierung in Ei- und Nährzellen habe ich nie beobachten können. Der untere Teil der Figur 19 gibt genau das Bild wieder, das der Teil des Ovars bietet, welcher sich in der Verschmelzungsperiode befindet. Alle in einer Region liegenden Zellen sind ungefähr gleich groß und enthalten entweder zwei Kerne oder einen und die Reste eines zweiten, von kleinen Nährzellen aber kann nicht die Rede sein, bei weiterer

Verschmelzung sind es immer wieder annähernd gleich große Zellen, die verschmelzen.

Eine weitere Frage ist nun die, ob die Zellverschmelzungen auch von Kernverschmelzungen begleitet sind. v. Malsen bejaht diese Frage und gibt einige Bilder, die die Kernverschmelzungen beweisen sollen. Schon Oschmann (1914), der selbst umfangreiche Zell- und Kernverschmelzungen bei Tubifex beschrieben hat, hebt hervor, daß die Beweisführung v. Malsens nicht überzeugend ist. Ich pflichte dem völlig bei. Allerdings habe ich anfangs selbst geglaubt, daß auch bei Dinophilus Kernverschmelzungen vorkommen, und habe dem in meiner 1914 erschienenen Mitteilung Ausdruck gegeben. Je mehr ich aber die vermeintlichen Beweise geprüft habe, desto mehr bin ich schwankend geworden, und heute muß ich sagen, daß ich die Existenz von Kernverschmelzungen in der Ovogenese von Dinophilus für sehr unwahrscheinlich halte. Wenn zwei Kerne nach Auflösung der Zellmembran sich aneinanderlegen und gegenseitig abplatten, was man oft beobachten kann (Fig. 19 und 22), so ist das noch kein Beweis für eine nachfolgende Kernverschmelzung. Langgestreckte oder in der Mitte eingeschnürte Nukleolen (Fig. 22 und 26) sind ebensowenig ein Beweis für vorausgegangene Kernverschmelzung; sie sind es um so weniger, als die Nukleolen auch vor der vermeintlichen Verschmelzung schon langgestreckt sein können (Fig. 22), und als andererseits auch dann, wenn die Ovozyten die Verschmelzungsperiode bereits hinter sich haben (Fig. 26), solche Nukleolenformen keine Seltenheit sind. Ueberdies kommen Kerne mit zwei Nukleolen nicht vor, ein Stadium, das doch die Verschmelzung der Nukleolen einleiten müßte, es sei denn, man wollte annehmen, daß die Verschmelzung der Kerne auch die sofortige Verschmelzung der Nukleolen zur Folge hätte; dafür wäre aber wohl wieder ein flüssiger Aggregatzustand der Nukleolen Voraussetzung, wogegen mannigfache Beobachtungen sprechen. Das Vorhandensein von zwei Karyosphären in einem Kern (Fig. 19) beweist nicht eine stattgehabte Verschmelzung, die Karyosphären können sich durch Knospung vermehren und tun dies, wie wir sehen werden, auf späteren Stadien sogar regelmäßig. Bilder, wie sie Oschmann für Tubifex gibt, und die in der Tat Kernverschmelzung beweisen, fand ich bei Dinophilus niemals. Die Verschmelzungsprozesse bei Dinophilus haben große Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen in der Ovogenese vieler Cölenteraten, wie sie

von Doflein (1896), Trinci (1906) u. a. beschrieben worden sind. Auch hier erfolgen wohl Verschmelzungen gleichartiger Zellen — die Zellen sind nicht zu Ei- und Nährzellen prädestiniert — in ausgedehntem Maße, Kernverschmelzungen aber kommen niemals vor. Ob eine Zelle frißt oder gefressen wird, hängt wahrscheinlich hier wie dort lediglich von dem Ernährungszustand ab, in dem sie sich gerade befindet.

Am Ende der Verschmelzungsperiode (Fig. 23) hat jede Ovozyte ungefähr das Drei-, Vierfache der Größe erreicht, die sie zu Anfang hatte. Daraus kann indessen nicht geschlossen werden, daß sie aus etwa 3—4 Ovozyten hervorgegangen ist. Ich möchte die Zahl der Zellen, die sich zu einer definitiven Ovozyte vereinigen, als weit größer annehmen. „Es ist leider unmöglich", sagt v. Malsen vollständig mit Recht, „eine auch nur annähernd genaue Zahl anzugeben, weil die zuerst vereinigten Nährzellen schon in voller Auflösung begriffen und nicht mehr einzeln unterscheidbar sind, während noch immer neue in den Verschmelzungsprozeß mit einbezogen werden." Worauf ich hier mit besonderem Nachdruck hinweisen muß, ist die Tatsache, daß am Ende der Verschmelzungsperiode die Differenzierung in weibliche und männliche Eier noch nicht erfolgt ist. Conklin (1906) gibt an, daß 25—30 Zellen notwendig seien zur Bildung eines Weibcheneies, eine viel geringere Zahl aber sei erforderlich zur Bildung eines Männcheneies. Ich habe mich immer und immer wieder gefragt, wie Conklin das festgestellt haben will. Conklin beruft sich auf R. Hertwig (1905). A. a. O. hat Hertwig die Resultate v. Malsens vorläufig mitgeteilt. Er sagt allerdings, daß die Zahl der zu einem weiblichen Ei verschmelzenden Zellen viel größer sei als beim männlichen Ei, über die wirkliche Zahl der in dem einen wie in dem anderen Falle verschmelzenden Keimzellen macht er indessen ebensowenig eine Angabe wie v. Malsen. Daß mehr als zwei Zellen verschmelzen, läßt sich mit Gewißheit sagen; neben zwei intakten Kernen kann die Zelle ja noch die Reste eines dritten enthalten, vielleicht lassen sich hin und wieder sogar noch Spuren eines vierten nachweisen. Aber wer will sagen, wie viele Kerne schon aufgelöst sind, wenn keine Spuren mehr von ihnen da sind? Aus der Volumvergrößerung der Ovozyten während der Verschmelzungsperiode die Zahl der verschmelzenden Zellen berechnen zu wollen, halte ich für eine zu unsichere Methode.

Zu Ende der Verschmelzungsperiode (Fig. 23) lockert sich der Zusammenhang der Eizellen; sie schließen nicht mehr lückenlos aneinander, sich gegenseitig abplattend, sondern runden sich mehr und mehr ab. Alle Eier aber sind, soweit sich das beurteilen läßt, gleich groß und auch sonst nicht irgendwie morphologisch different. Ebenso wie Hertwig vertreten auch v. Malsen und Conklin die Ansicht, daß zur Bildung eines Weibcheneies mehr Zellen notwendig sind als zur Bildung eines Männcheneies. Diese Ansicht ist gewiß sehr einleuchtend, wenn man die enormen Größenunterschiede zwischen den fertigen Weibchen- und Männcheneiern ins Auge faßt, beweisen läßt sich aber ihre Richtigkeit nicht, ja das Fehlen morphologischer Differenzen zwischen den einzelnen Ovozyten nach Beendigung des Verschmelzungsprozesses spricht eher gegen diese Annahme als dafür.

Zu Beginn der Verschmelzungsperiode besitzt jede Ovozyte eine Karyosphäre, in der das gesamte Chromatin konzentriert ist (Fig. 19 oben). Ich erwähnte schon, daß man in etwas älteren Ovozyten, in denen die Resorption gefressener Zellen und Kerne in vollem Gange ist, hin und wieder zwei Karyosphären findet (Fig. 19 unten). Je mehr sich die Verschmelzungsperiode ihrem Ende nähert, desto häufiger werden Kerne mit zwei Karyosphären, bis schließlich ihre Zahl überwiegt (Fig. 23). Diese Vermehrung ist zurückzuführen auf Durchschnürungen und Knospungen der ursprünglichen Karyosphären (Fig. 19 unten und Fig. 24). Eine multiple Vermehrung erfolgt indessen nie. Noch in anderer Hinsicht ändert sich das Verhalten der Karyosphären gegen Ende der Verschmelzungsperiode. Während sie anfangs (Fig. 19—22) getrennt vom Nukleolus liegen, in der Regel sogar gerade auf der gegenüberliegenden Seite des Kernes, schmiegen sie sich später dem Nukleolus dicht an (Fig. 23), und wenn der Kern zwei Karyosphären enthält, liegen sie meist an entgegengesetzten Polen (Fig. 23 und 25).

Es bleibt uns noch das Schicksal der Spermatozoen während der zuletzt beschriebenen Entwicklung des Ovars zu betrachten. Wir haben die Spermien verlassen, als sie sich im eben ausgeschlüpften Weibchen in der Form von ein oder zwei Paketen neben den Ovogonien abgelagert hatten (Fig. 14 und 15). Hier bleiben sie gänzlich inaktiv liegen, bis die Ovogonien zu Ovozyten geworden sind. Erst wenn in den Ovozyten die synaptischen Phänomene vorüber sind, lösen sich die Spermienpakete auf. Die Samenfäden dringen nun in

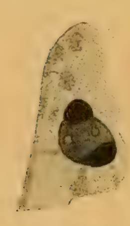
das Ovar ein, man findet sie überall zwischen den wachsenden Ovozyten (Fig. 19 und 23). Niemals habe ich indessen beobachtet, daß auf diesen Stadien schon eine Besamung der Ovozyten erfolgt. Ein chemotaktischer Reiz scheint von den Eizellen direkt noch nicht auf die Samenzellen auszugehen. Das Anhaften der Spermien an den Zellwänden ist wohl lediglich eine physikalische Erscheinung. Wenn sich nach Beendigung der Verschmelzungsperiode der Verband der Eizellen lockert, so wird es den Spermatozoen leicht, zwischen die Zellen einzudringen, und es liegt denn auch auf späteren Stadien fast an jeder Ovozyte wenigstens ein Spermium, so daß jedes Ei im rechten Augenblick besamt werden kann.

Wie ist nun aber Shearer auf seine phantastischen Ideen betreffend Besamung der Ovogonien, Kerndualismus, amitotische Teilung der Ovogonien, geschlechtsbestimmende letzte Ovogonienteilung usw. gekommen? Vergleichen wir unsere mit seinen Beobachtungen, so stellen wir zunächst fest, daß Shearer weder die Ovogonienmitosen noch die synaptischen Phänomene in den jungen Ovozyten gesehen hat. Seine ebenfalls sehr merkwürdigen Anschauungen über die Entstehung der ersten Ovogonien haben wir bereits zurückgewiesen. Daß er nach Mitosen gesucht hat, ohne solche zu finden, ist mir, wie gesagt, unverständlich. Und wie so oft das vergebliche Suchen nach Mitosen zu der Annahme amitotischer Vermehrung der Zellen geführt hat — daß eine Vermehrung stattfindet, ist meist ja evident —, so hat auch Shearer sich verleiten lassen, nach Amitosen zu suchen und — findet auch solche. Er findet amitotische Vermehrung der „Ovogonien" in der Verschmelzungsperiode. Zwei aneinanderliegende Kerne in einer Zelle betrachtet er als das Resultat einer Amitose, ein langgestreckter oder in der Mitte eingeschnürter Nukleolus weist auf den Beginn einer solchen hin usw., kurz das, was v. Malsen als Beweis einer Kernverschmelzung ansieht, ist für Shearer der Beweis für eine direkte Kernteilung! Dieselben Einwände, die wir gegen v. Malsen geltend gemacht haben, gelten natürlich auch in diesem Falle. Und selbst wenn Shearer den Beweis erbracht hätte, daß eine amitotische Vermehrung der Kerne existiert, so müßte er doch auch noch weiter zeigen, daß die beiden Tochterkerne auf zwei Zellen verteilt werden und nicht etwa der eine degeneriert. Ich pflichte Boveri (1914), der in seiner Arbeit über die Entstehung maligner Tumoren die Frage des Vorkommens von Amitosen in normalen Geweben

einer ausführlichen Besprechung unterzogen hat und dabei auch auf die Angaben Shearers hinweist, voll und ganz bei, wenn er zu dem Schluß kommt: „Alle Angaben über amitotische Kernteilung mit darauffolgender Protoplasmateilung sind mit der größten Skepsis aufzunehmen; soweit sie sich auf normales Geschehen beziehen, beruhen die meisten nach meiner Ueberzeugung auf Irrtum." Uebrigens scheint Shearer sich selbst über den Verlauf des Prozesses nicht im klaren zu sein, denn er gibt an, daß neben den amitotischen Kernteilungen auch Zell- und Kernverschmelzungen vorkommen, die beiden Prozesse sollen „Hand in Hand" gehen. Wie er aber beide Vorgänge im Präparat einwandfrei auseinanderhalten kann, sagt er nicht. Sollen etwa die Kerne sich nur teilen, um gleich darauf wieder zu verschmelzen?

Die Spermienpakete in den eben ausgeschlüpften Weibchen hat auch Shearer gesehen, auch daß sie sich später auflösen und die Samenfäden sich im Ovar verteilen, bemerkte er. Hier aber beginnen wieder die Irrwege Shearers. Die Spermien sollen in die „Ovogonien" eindringen und sich mit den Kernen vereinigen. Eine Durchmischung der mütterlichen und väterlichen Kernsubstanzen soll indessen nicht stattfinden, sie werden nur von einer gemeinsamen Hülle umschlossen. Ebenso wie die „Ovogonien"kerne, d. h. mit diesen, sollen sich auch die Spermakerne amitotisch teilen, nur bei der letzten „Ovogonien"teilung soll die Teilung des Spermakernes unterbleiben, er soll ungeteilt in die eine Ovozyte geraten, während die andere nur mütterliche Kernsubstanzen erhält. Aus dieser soll ein kleines Männchenei, aus jener ein großes Weibchenei entstehen. Und was sind die vermeintlichen Köpfe der Spermatozoen in den „Ovogonien"? Nichts anderes als die Karyosphären, deren Entstehung aus den zusammengeballten Chromatinfäden nach der Synapsis Shearer nicht erkannt hat, und so kommt er wieder auf diese sonderbare Idee der „Befruchtung" junger „Ovogonien". Ist diese Idee wenigstens auf richtige, wenn auch falsch gedeutete Befunde aufgebaut, so fragt man sich doch vergeblich, welche Beobachtungen ihn zu der Annahme einer ungleichen letzten „Ovogonien"-teilung berechtigen. Seine Abbildungen können nicht im entferntesten auch nur als die Spur eines Beweises für seine Ansicht betrachtet werden, hier hat Shearer vielmehr seiner Phantasie vollkommen frei die Zügel schießen lassen. Die Ovozyten unterscheiden sich am Ende der Verschmelzungsperiode, wie immer wieder betont sei,

morphologisch überhaupt nicht, weder in der Form und Größe ihres Plasmaleibes noch in der Form und Größe ihrer Kerne. Aber auch dann, wenn eine Differenzierung der Eier in männliche und weibliche bereits erfolgt ist, sind die Kerne in allen Eiern gleich gebaut, der Kern eines Männcheneies (Fig. 31) ist nur eine Miniaturausgabe des Kernes eines Weibcheneies (Fig. 30). Wenn Shearer zwischen diesen beiden Kernen einen Gegensatz zu erblicken vermag, so kann man ihm den Vorwurf nicht ersparen, daß er seine Beobachtungen seiner Theorie angepaßt hat, wie man denn überhaupt aus der ganzen Arbeit den Eindruck gewinnt, daß die Theorie der Geschlechtsbestimmung, die er für Dinophilus aufgestellt hat, das Primäre war, und daß er unter dem Zwange einer vorgefaßten Meinung manches zu sehen glaubte, was in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist.



Textfigur 2. Keimfleck („Amphinukleolus") von Epeira diademata. (Nach Obst).

Wie sehr Shearer in seiner vorgefaßten Meinung befangen war, beleuchtet am besten die Tatsache, daß er die wahre Natur seiner „Spermakerne" oder „männlichen Vorkerne", der Karyosphären, nicht erkannt hat, obwohl er selbst auf ihre große Aehnlichkeit mit Gebilden hinweist, die als für die Ovogenese zahlreicher Spezies charakteristisch schon des öfteren beschrieben worden sind. Shearer weist auf die vorzüglichen Abbildungen von Obst (1899) und van Bambeke (1898) hin. Ich füge dem noch die ausgezeichnete Arbeit Jörgensens (1913) bei, der ebenfalls zahlreiche vortreffliche Abbildungen gibt und auch die Literatur ausführlich bespricht. Die genannten Autoren haben in den wachsenden Eiern verschiedener Mollusken und Spinnen zwei (oder sogar drei) verschiedene Sorten von Nukleolarsubstanzen gefunden. Die beiden Sorten, die sich in erster Linie durch ihr färberisches Verhalten unterscheiden, sind bei ihrem Auftreten völlig unabhängig voneinander, können sich aber, veranlaßt durch mechanische oder chemotaktische Reize, aneinanderlagern und Körper bilden, die man mit einem nicht sehr glücklichen Namen als „Amphinukleolen" bezeichnet hat. Diese „Amphinukleolen" erinnern in der Tat auffallend an die Nukleolen mit angelagerten Karyosphären in den Ovozyten von Dinophilus. In Textfigur 2 gebe ich nach Obst den Keimfleck („Amphinukleolus") einer Ovozyte von Epeira diademata

wieder; man vergleiche diese mit der in Textfigur 3 reproduzierten Abbildung Shearers und mit meiner Fig. 23 oder 25, die Aehnlichkeit ist frappant. Die Aehnlichkeit erstreckt sich auch auf die verschiedene Färbbarkeit der beiden, den „Amphinukleolus" zusammensetzenden Komponenten. Obst färbte mit Boraxkarmin in toto und mit Solidgrün oder Methylgrün im Schnitt. Dabei erwies sich die eine Komponente als erythrophil, die andere als zyanophil. Bei dem in Textfig. 2 abgebildeten Nukleolus färbte sich der „Hauptkeimfleck" rot, die beiden den Polen aufsitzenden Kappen färbten sich blau, doch kann, wenn die zyanophile Substanz an Masse überwiegt, auch eine umgekehrte Lagerung der beiden Komponenten erfolgen. Jörgensen benutzte die Zimmermannsche Jodgrün-Fuchsin-Methode und erzielte ebenfalls sehr distinkte Doppelfärbungen der „Amphinukleolen". Ich wandte sowohl die Obstsche wie auch die Zimmermannsche Nukleolenfärbung sowie noch mehrere andere Färbungen an und erhielt dieselben Resultate wie schon de Beauchamp (1912) mit der Mannschen Färbung: die großen Plastinnukleolen, denen ich mit de Beauchamp trophische Funktionen zusprechen möchte, färbten sich mit saueren, die kleinen anhaftenden Karyosphären, entsprechend ihrer chromosomalen Entstehung, mit basischen Farbstoffen.



Textfigur 3.
Ovozyte von Dinophilus gyrociliatus mit langgestrecktem Nukleolus und zwei Karyosphären, nach Snearer Ovogonie mit weiblichen und männlichen Kernbestandteilen in Amitose. (Nach Shearer.)

Trotz ihrer Aehnlichkeit möchte ich indessen nicht behaupten, daß die „Amphinukleolen" der Mollusken und Spinnen und die Nukleolen + Karyosphären des Dinophilus gleichwertige Gebilde sind. Die Genese der Gebilde scheint nämlich nicht die gleiche zu sein. Bei Dinophilus kann, glaube ich, gar kein Zweifel darüber bestehen, daß die Karyosphären nichts anderes sind als die nukleolenartig zusammengeballte Substanz der Chromosomen. Obst hält es zwar auch für möglich, daß zwischen der zyanophilen Substanz und dem Chromatin Beziehungen existieren, Jörgensen hingegen be-

streitet einen morphologischen Zusammenhang der Nukleolen mit den Chromosomen ganz entschieden. Wir kommen damit auf die Frage der Existenz „echter Chromatinnukleolen“ überhaupt. Die Möglichkeit einer nukleolaren Entstehung der Chromosomen und umgekehrt einer chromosomalen Entstehung der Nukleolen ist ebenso oft bestritten worden, wie sie behauptet worden ist. M. E. ist diese verschiedene Auffassung der Beziehungen der Nukleolen zu den Chromosomen in ersterLinie darauf zurückzuführen, daß die heterogensten Dinge als Nukleolen bezeichnet worden sind. Brüel unterscheidet vier Klassen „nukleolusartiger Bildungen“ in seiner Zusammenfassung (1915): 1. Karyosphären. Diese sind, wie gesagt, lediglich Klumpen aus zusammengeballten Chromosomen. 2. Chromatinnukleolen. Mit diesem Namen bezeichnet Brüel im speziellen die „Ruhe“stadien mancher Heterochromosomen. Auch diese verdienen den Namen „Nukleolen“ nicht. 3. Eigentliche Nukleolen oder Plasmosomen, oxychromatisch oder achromatisch. 4. Pseudochromatische Nukleolen, Chromoplasten oder Karyosomen, mit den vorhergehenden durch Uebergänge verbunden, auch Substanzen umfassend, die heterogener Natur sein mögen, nicht stets Nukleolengestalt tragend. Sieht man davon ab, daß Brüel in der letzten Klasse wahrscheinlich einige Bildungen unterbringt, die nicht dazu gehören, so kann man die beiden letzten Klassen als echte Nukleolen zusammenfassen. Die Form des Gebildes genügt jedenfalls ebensowenig, um ihm die Bezeichnung Nukleolus beizulegen, wie das färberische Verhalten. Wenn ein „Nukleolus“ sich basichromatisch färbt, so ist damit ein genetischer Zusammenhang mit den Chromosomen noch nicht erwiesen. Wie sehr das färberische Verhalten wechseln kann, geht aus den Untersuchungen Jörgensens (1913) hervor. Wir haben sein „Gesetz der umgekehrten Reaktionsweise der Kernkomponenten im wachsenden Ei“ bereits zitiert. Darnach sind nach dem Bukettstadium die Chromosomen oxy-, die Nukleolarsubstanzen basichromatisch. Auch für Dinophilus gilt diese Regel — wir wollen es vermeiden, ehe ihre Allgemeingültigkeit bewiesen ist, von einem „Gesetz“ zu sprechen —, nur tritt, wie gesagt, der Umschlag erst später, nach der Differenzierung der Eier, auf. Worauf es uns hier vor allem ankommt, ist zu zeigen, daß die färberische Reaktion kein untrügliches Zeichen für die Deszendenz des betreffenden Gebildes ist. Der „Chromatin-

nukleolus“ oder, wie wir ihn genannt haben, die Karyosphäre in den Ovozyten des Dinophilus ist nicht deshalb ein Abkömmling der Chromosomen, weil er bzw. sie sich ebenso färbt wie diese, sondern weil man seine Entstehung aus den Chromosomen direkt verfolgen kann. Für derartige „Nukleolen“ sollte man diesen Namen überhaupt nicht verwenden. Handelt es sich in den beiden Komponenten der „Amphinukleolen“ bei Mollusken und Spinnen um echte Nukleolarsubstanzen, so sind sie dem Nukleolus + Karyosphäre bei Dinophilus nicht gleichwertig, es besteht nur eine äußere Aehnlichkeit zwischen den beiden Gebilden. Vielleicht sind es aber in beiden Fällen gleiche Faktoren, die diese äußere Aehnlichkeit hervorrufen; rein mechanische oder auch chemotaktische Reize mögen hier wie dort Ursache des Aneinanderlagerns der beiden Substanzen sein. Geht die Vereinigung von Chromosomen bzw. Karyosphäre und Nukleolus noch weiter als bei Dinophilus, so kann ein morphologisch vollkommen einheitlich erscheinendes Gebilde entstehen. Auf diese Weise bildet sich m. E. der für die Keimbläschen der Trematodeneier so charakteristische große „Nukleolus“. Die Chromosomen entstehen aus diesem „Nukleolus“ nicht, indem Nukleolarsubstanz in Chromosomensubstanz übergeht, sondern der zusammengesetzte „Nukleolus“ löst sich schließlich wieder in seine Bestandteile auf, zerfällt wieder in die Chromosomen einerseits und die Nukleolarsubstanz andererseits. Im übrigen sei, was die Beziehungen zwischen Chromosomen und Nukleolen anbetrifft, auf die ausführliche Behandlung der Frage bei Buchner (1918) hingewiesen, dessen Standpunkt ich völlig teile.

Die Zusammenballung des Chromatins in der Karyosphäre während der Verschmelzungsperiode scheint mir auf eine vollständige Inaktivität der chromosomalen Substanz während dieser Periode hinzuweisen. Sobald die Verschmelzungsperiode zu Ende ist, hört auch diese Inaktivität der Chromosomen auf, die Karyosphären lockern sich mehr und mehr auf (Fig. 26), es differenzieren sich die Chromosomen als Tetraden heraus (Fig. 27). Doch das ist das Stadium, auf dem auch die Scheidung in weibliche und männliche Eier vor sich geht, von der im nächsten Kapitel die Rede sein soll.

6. Differenzierung der Eier, Besamung, Eireifung und Befruchtung.

An die Verschmelzungsperiode schließt sich die dritte Wachstumsperiode des Eies an. Das Wachstum ist während dieser Periode

weitaus am intensivsten, wenigstens für die eine Sorte von Eiern, die Weibcheneier. Das Ei vergrößert sich nicht mehr durch Aufnahme geformter Substanzen, sondern die Ernährung erfolgt durch die Gewebe, nur hie und da wird noch einmal eine junge Ovozyte gefressen. Dabei ist nun sehr bald zu konstatieren, daß nicht alle Zellen gleich rasch wachsen, sondern eine kleinere Zahl bleibt hinter der Mehrzahl an Größe zurück, es beginnen sich morphologisch die Weibchen- und die Männcheneier zu scheiden. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Männcheneier das Produkt kümmerlicher Existenzbedingungen sind, daß sie der Ernährungsstrom nicht in dem Maße erreicht hat wie die Weibcheneier. „In bezug auf die Ausnützung des im Ovar vorhandenen Raumes durch die Ovozyten", so sagt v. Màlsen, „zeigt sich als fast ausnahmslose Regel, daß die Mitte des Hohlraumes von den großen weiblichen Eiern eingenommen wird, während die kleinen männlichen an der Peripherie oder in den äußersten Ecken Platz zu finden pflegen." Die Beobachtung v. Malsens ist richtig, wenn man die bereits zur Ablage reifen Weibchen- und Männcheneier betrachtet. Die kleinen Männcheneier müssen die Lücken füllen, die ihnen die weiblichen Eier lassen, sie werden an den Rand oder in die Ecken gedrückt (Tafel IV Fig. 34), ja die großen Weibcheneier nehmen den Raum oft derart in Anspruch, daß sie die Männcheneier fast vollständig umgreifen (Fig. 35). Das ist aber immer erst auf diesen späten Stadien der Fall, wenn die Eier schon vollständig locker in der Leibeshöhle liegen. Wenn sich die Eier zu differenzieren beginnen, ist von einer besonderen Lagerung dieser oder jener Sorte von Eiern im Ovar nicht das geringste zu bemerken. Man vermag nur zu konstatieren, daß zwei Sorten von Eiern gebildet werden, und daß sie in bestimmtem Verhältnis — worüber bei Besprechung der experimentellen Untersuchungen Genaueres gesagt wird — gebildet werden, nach sichtbaren Ursachen hierfür sucht man vergeblich.

Auch die Besamung ist ohne Einfluß auf die Differenzierung der Eier, sie erfolgt immer erst nach der Differenzierung (Fig. 33). In morphologisch noch indifferenten Eiern fand ich niemals Spermien. — Uebrigens wird die Unabhängigkeit der Eidifferenzierung von der Befruchtung ja auch durch das im experimentellen Teil zu besprechende Verhalten unbegattet gebliebener Weibchen erwiesen. — Die phantastischen Angaben Shearers über Besamung von „Ovo-

gonien", amitotische Vermehrung der Ei- und Spermakerne usw. sind damit jedenfalls erledigt. Immerhin erfolgt die Besamung der Dinophiluseier zu einem verhältnismäßig frühen Zeitpunkte, während der letzten Wachstumsperiode und vor der Reservestoffbildung des Eies. Die beiden in Fig. 33 abgebildeten Eier (Weibchen- und Männchenei) sind in die dritte Wachstumsperiode eingetreten, das Weibchenei hat sich schon stark vergrößert, in ihm beginnt gerade die Dotterbildung, beide Eier aber haben ihre definitive Größe bei weitem noch nicht erreicht, beide indessen sind schon besamt. Die Köpfe der eingedrungenen Spermien haben zwar noch ihre spindelförmige Gestalt, aber sie sind doch schon stark aufgequollen und haben um sich einen hellen Hof gebildet.

Die Besamung kann bekanntlich bei den verschiedenen Organismen zu sehr verschiedener Zeit erfolgen, bald findet sie vor, bald während der Eireifung, bald nach derselben statt. Eine derart frühe Besamung der Ovozyten wie bei Dinophilus ist indessen selten. Bisher sind erst zwei ähnliche Fälle beschrieben worden: die frühzeitige Besamung der Eizellen bei Otomesostoma auditivum, einem alloiocölen Turbellar, nach den Untersuchungen v. Hofstens (1909, 1911) und die Besamung der jugendlichen Ovozyte bei dem Archianelliden Saccocirrus, die Buchner (1914) untersucht hat. In beiden Fällen dringen die Samenfäden in die jungen, noch nicht herangewachsenen Ovozyten ein, jedoch immer erst dann, wenn die synaptischen Phänomene vorüber sind, wenn das Bukett aufgelöst ist und einem Chromatinretikulum Platz gemacht hat. Bei Dinophilus liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als hier auf das Bukettstadium und die Synapsis noch die Verschmelzungsperiode folgt, in der das Chromatin in den Karyosphären konzentriert ist. Wenn die Verschmelzungsperiode beendet ist und die letzte Wachstumsperiode beginnt, tritt auch das in den Karyosphären inaktivierte Chromatin wieder in Funktion. Die Karyosphären lockern sich auf (Fig. 26), und es gehen aus ihnen — ein ähnliches Verhalten zeigen nach Blackman (1903) die Karyosphären in der Spermatogenese von Scolopendra — die Tetraden hervor (Fig. 27), anfangs kleine rundliche Gebilde, die aber bald aufquellen, sich in die Länge strecken und dann meist deutlich ihre Doppelnatur erkennen lassen (Fig. 28). Ihre Zahl läßt sich ohne Schwierigkeit auf 10 ermitteln, eine Zahl, die der haploiden Chromosomenzahl entspricht. In dem in Fig. 28 abgebildeten Zustande — es ist das Stadium, auf dem sich

zum erstenmal die zukünftigen Weibcheneier durch das stärkere Wachstum ihres Plasmaleibes von den Männcheneiern unterscheiden lassen — verweilen die Tetraden nur kurze Zeit. Sie beginnen sich aufzulockern (Fig. 29). Während dieser Auflockerung sehen wir die Samenfäden in die Eier eindringen. Es ist also noch nicht wie bei Otomesostoma und Saccocirrus ein gleichmäßiges Chromatinretikulum im Kern vorhanden. Aber dieser Unterschied ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Ovogenese bei Dinophilus komplizierter verläuft als die der beiden genannten Formen, im wesentlichen ist der Zeitpunkt der Besamung hier wie dort der gleiche.

In diesem Stadium tritt nun auch der bereits erwähnte Umschlag in der färberischen Reaktion der beiden Kernbestandteile, Nukleolus und Chromatinsubstanzen, ein. Wir hatten ausgeführt, daß sich bis zum Ende der Verschmelzungsperiode der Nukleolus mit saueren, die Chromosomen bzw. Karyosphären mit basischen Farben tingieren. Nur das Safranin macht insofern eine Ausnahme, als der Nukleolus auch zu ihm die meiste Zeit über starke Affinität zeigt. In Kernen auf dem Stadium der Fig. 27, 28 färben sich sowohl die Tetraden wie auch der Nukleolus mit Safranin außerordentlich intensiv. Auch bei Eisenhämatoxylinfärbung bleiben Tetraden und Nukleolus selbst bei starker Differenzierung — letzterer im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien — intensiv schwarz. Diese gesteigerte Färbbarkeit deutet wohl auf eine starke Aktivität der beiden Kernbestandteile hin. Mit der Auflockerung der Tetraden erfolgt der Umschlag in der färberischen Reaktion. Während die Chromosomen vom Stadium der Fig. 30 ab sauer reagieren, färben sich der Nukleolus oder die Nukleolen — neben dem großen Hauptnukleolus treten im wachsenden Ei (sowohl im Weibchen- wie im Männchenei) meist einer oder mehrere kleinere Nukleolen auf — nunmehr mit basischen Farbstoffen. Das späte Eintreten des Umschlages in der färberischen Reaktion der beiden Kernbestandteile in der Ovogenese von Dinophilus im Vergleich zu den von Jörgensen untersuchten Objekten ist jedenfalls auch in der Kompliziertheit des Eibildungsprozesses bei dieser Spezies begründet.

Ueber die Bildung der Reservesubstanzen der Eier habe ich keine Untersuchungen mit besonderen Färbungen angestellt; gerade im Hinblick auf den verschiedenen Bau der extranukleären Bestandteile der Weibchen- und Männcheneier erscheinen indessen derartige Untersuchungen als sehr wünschenswert.

Das Plasma der Ovozyten am Ausgang der Verschmelzungsperiode ist gleichmäßig fein granuliert (Fig. 23). Auch in den jüngsten Eiern, die sich schon als männlich oder weiblich unterscheiden lassen, ist kein Unterschied in der Zusammensetzung des Plasmas zu bemerken; nur zeigt eben das Plasma des Weibcheneies ein wesentlich rascheres Wachstum als das des Männcheneies. Der Größenunterschied der beiden Eiersorten ist schon recht beträchtlich, wenn im Weibchenei die Dotterbildung beginnt (Fig. 33 auf Tafel IV). Bei Saccocirrus treten nach Buchner (1914) die ersten Dotterpartikelchen rings um den Kern auf. Bei Dinophilus ist das nicht der Fall, die ersten kleinen Dotterkügelchen erscheinen im ganzen Plasma des Weibcheneies verteilt. Im übrigen verläuft der Prozeß aber ganz ähnlich wie bei Saccocirrus. Hier wie dort liegen die kleinsten Granula in Flüssigkeitsbläschen, die sie, langsam heranwachsend, später fast vollständig ausfüllen. Während die zuerst aufgetretenen Dotterkügelchen größer und größer werden, erscheinen immer wieder neue kleine und kleinste Dotterpartikelchen, und so tritt das Plasma mehr und mehr zurück, während sich das ganze Weibchenei mit Dotterkugeln verschiedener Größe füllt (Fig. 34). — Die beiden Fig. 33 und 34 sind nach Eisenhämatoxylinpräparaten gezeichnet, die mit Eisenalaun differenziert wurden; bei Salzsäurealkohol-Differenzierung (Fig. 35 und folg.) entfärbt sich der Dotter sehr rasch. — Im Männchenei setzt die Dotterbildung später ein; in dem in Fig. 33 wiedergegebenen Männchenei z. B. hat sie noch nicht begonnen. Es wird auch bei weitem nicht in dem Umfange Dotter gebildet wie im Weibchenei, sodann ist die Tingierbarkeit der Dotterkugeln wesentlich geringer. Im Männchenei, in dem die Dotterbildung beendet ist, und das seine definitive Größe erreicht hat (Fig. 34), überwiegt immer das Plasma ganz im Gegensatz zum Weibchenei die Dottersubstanzen an Masse beträchtlich.

Die Tetraden lockern sich während der Dotterbildung weiterhin auf (Fig. 30 und 31 sowie 33). Dabei ist häufig zu beobachten, daß die Chromosomenpaare zopfartig umeinandergewickelt sind. Die Auflockerung geht schließlich so weit, daß sich die einzelnen Tetraden nicht mehr unterscheiden lassen. In fertigen Weibchen- und Männcheneiern durchzieht ein feines Retikulum den ganzen Kern (Fig. 32 und Fig. 34 Weibchenei), in dem außer einem großen Nukleolus meist einer oder mehrere kleine liegen. Die Veränderungen im Kern gehen ebenso wie die im Plasma im Männchenei in der Regel

langsamer vor sich als im Weibchenei, im übrigen aber ist, von der Größe abgesehen, kein Unterschied zwischen den beiden Kernen zu bemerken (Fig. 34).

Ehe die Eier abgelegt werden, bildet sich in allen die erste Reifungsspindel aus. Hier geht meist das Männchenei dem Weibchenei etwas voran. So ist in Fig. 35 im Männchenei die erste Richtungsspindel bereits voll ausgebildet, die Chromosomen sind in der in der Schnittfläche liegenden Aequatorialplatte angeordnet, im Weibchenei hingegen ist das Keimbläschen erst im Begriffe, sich aufzulösen. In den Ovogonienmitosen habe ich vergeblich nach Plasmastrahlungen und Zentren gesucht, die Reifungsteilungen sind von kräftigen und ausgedehnten Plasmastrahlungen begleitet, ebenso sind Zentrosomen nachweisbar und bei geeigneter Färbung auch die Zentriolen in ihnen. Woher die Zentren stammen, ob sie unsichtbar vorhanden waren, ob sie aus Kern oder Plasma herrühren, oder ob sie de novo entstehen, vermag ich nicht zu sagen. Fig. 35 erweckt den Eindruck, als ob das große Zentrosom eben aus dem Kern austrete. Soviel aber ist sicher, daß es die Eizentrosomen sind, die während der Reifungsteilungen funktionieren; das Zentrosom des Spermakernes ist auf diesem Stadium noch vollkommen inaktiv. Wahrscheinlich ist ursprünglich nur ein Eizentrosom vorhanden, das sich in Fig. 35 offenbar gerade geteilt hat. Das eine Tochterzentrosom schickt sich gerade an, auf die gegenüberliegende Seite des Kernes zu wandern, während das andere bereits seine Wirksamkeit zu entfalten beginnt. Auffällig ist der Unterschied in der Größe der beiden Zentrosomen. Dieser bleibt auch fernerhin bestehen; das kleinere Zentrosom ist jenes, das beim Wandern der Spindel nach der Ablage des Eies an die Peripherie zu liegen kommt. Aehnliche Größendifferenzen der Eizentrosomen wurden von Goldschmidt (1905) und Gille (1914) bei Trematoden (Zoogonus, Gyrodactylus) und von Breßlau (1904) bei Turbellarien (Mesostomum) beobachtet.

Die Tetraden sind in dem Weibchenei der Fig. 35 dabei, sich wieder zu verdichten, die Kernmembran wird unter dem Einfluß des Zentrosoms gerade aufgelöst. Auch die Nukleolen verfallen mit Beginn der Reifungsteilungen der Auflösung, doch kann der Hauptnukleolus im Männchen- wie im Weibchenei ins Plasma übertreten und hier noch eine zeitlang als sogenannter „Metanukleolus" — wie nach Obst (1899) bei Limax und nach Wheeler (1895, 1897) und Kostanecki (1898) bei Myzostoma — persistieren, um dann

resorbiert zu werden. In frühen Stadien bietet er leicht zu Verwechslungen mit dem eingedrungenen Spermatozoon Anlaß, das sich inzwischen in den männlichen Pronukleus umgewandelt und den Charakter eines Kernes mit großem Nukleolus angenommen hat (Fig. 35). Lage, Größe und Färbbarkeit lassen indessen meist doch eine sichere Entscheidung darüber zu, ob es sich um den männlichen Vorkern oder den Metanukleolus handelt. Der Metanukleolus liegt natürlich zunächst in der Nähe der Reifungsspindel, also im Zentrum des Eies, während der männliche Vorkern auf diesem Stadium meist noch am Rande liegt (Fig. 35). In den Männcheneiern ist allerdings infolge ihrer Kleinheit dieses Merkmal meist nicht sehr deutlich (Fig. 37). Was die Größe angeht, so übertrifft der männliche Vorkern den Metanukleolus bald ganz beträchtlich, und hinsichtlich der Färbbarkeit der beiden Gebilde ist zu sagen, daß der degenerierende Nukleolus diese fast vollständig eingebüßt hat, während der Nukleolus des männlichen Vorkernes sich mit saueren Farbstoffen tingiert; von den Chromosomen läßt sich im männlichen Pronukleus zunächst färberisch nichts nachweisen. Ueberdies sei noch bemerkt, daß der Vorkern eine deutliche Membran besitzt, der Metanukleolus hingegen ist von einem hellen Hof umgeben, eine Membran aber, die diesen gegen das Plasma abgrenzt, fehlt. Auffällig ist, daß auf dem in Fig. 35 im Weibchenei abgebildeten Stadium der Metanukleolus schon außerhalb des Kernes liegt, während doch die Kernmembran noch fast vollständig erhalten ist. Bei Limax und Myzostoma wird der Nukleolus erst durch die Auflösung der Kernmembran frei und gelangt so ins Plasma. Ob der Nukleolus in den Eiern von Dinophilus tatsächlich vor Auflösung der Kernmembran aktiv durch diese hindurchschlüpft, oder ob die in Fig. 35 wiedergegebenen Verhältnisse eine zufällige Erscheinung darstellen, vermag ich nicht zu sagen, da mir weitere Präparate von diesem Stadium nicht zu Gesicht gekommen sind. Jedenfalls aber ist die extranukleäre Lage des Nukleolus in dem in Fig. 35 gezeichneten Präparat kein Kunstprodukt, was man von den in v. Malsens Fig. 7 und 9 reproduzierten Verhältnissen sagen muß, die auf schlechte Fixierung und schlechte Schnitte hinweisen. v. Malsen gibt selbst zu, daß es ihm „nahezu unmöglich" war, „fertige Ovozyten oder abgelegte Eier in wirklich tadellose Schnitte zu zerlegen".

Die fertige erste Reifungsspindel in den noch nicht abgelegten Eiern zeigen die Fig. 36 und 37. Die Zahl der Chromosomen bzw.

der Tetraden festzustellen, ist antangs nicht leicht, da die Spindel zuerst sehr schmal ist und die Chromosomen sehr dicht beisammen liegen. Die Beobachtungen an älteren Eiern erlauben indessen, die Zahl der in die erste Reifungsteilung eintretenden Tetraden mit Sicherheit auf 10 zu bestimmen. Im Stadium der Metaphase verharrt das Ei — das weibliche wie das männliche — bis zur Ablage, und zwar bleibt die Spindel immer im Zentrum liegen. Eier, deren Reifungsspindel sich im Stadium der Metaphase befindet, können anscheinend noch längere Zeit im Körperinnern zurückbehalten werden, wenigstens findet man Weibchen mit Eiern und erster Reifungsspindel sehr häufig. Um so merkwürdiger ist es, daß v. Malsen nur „ein einziges Mal in einem Ovarialei eine Richtungsspindel fand".

Sobald die Eier abgelegt sind, nimmt die Reifung ihren Fortgang. Die Reifungsspindel rückt zunächst an die Oberfläche des Eies (Fig. 38). Dabei verbreitert sie sich etwas, die Tetraden rücken weiter auseinander und können leichter gezählt werden. Es sind 10, jede Tetrade hat die Form einer Doppelkugel. Die gegen die Peripherie zu liegende Strahlung wird während der Wanderung der Spindel an die Eioberfläche rückgebildet, ebenso verschwindet das äußere, kleinere Zentrosom. Ob es mit in den ersten Richtungskörper hineingerät, wie z. B. bei Gyrodactylus (Gille 1914), ließ sich nicht nachweisen, da es eben vorher unsichtbar wird. Erst wenn die Spindel an der Peripherie angelangt ist, werden die Tetraden halbiert. Im Stadium der späten Anaphase (Fig. 39 und 40) läßt sich die Zahl der Chromosomen mit Leichtigkeit ermitteln. Zehn Chromosomen (Dyaden) kommen in den ersten Richtungskörper, zehn bleiben im Ei. Die Chromosomen sind — in der Anaphase ebenso wie bereits vorher in der Metaphase — auf der Peripherie eines Kreises angeordnet, Größenunterschiede zwischen den einzelnen Elementen fehlen. Der Richtungskörper schnürt sich als kleine Plasmaknospe mit den Chromosomen vom Ei ab (Fig. 40), wobei die Spindelfasern zusammengedrückt werden und so einen Ring um eine schmale Plasmabrücke bilden, die die letzte Verbindung des Richtungskörpers mit dem Ei darstellt. Auch diese Verbindung schwindet schließlich, der Richtungskörper liegt dann auf dem Ei, zwischen diesem und der (in den Fig. der Tafeln IV und V nicht eingezeichneten) Dotterhaut.

Die im Ei zurückbleibenden Chromosomen ordnen sich nicht gleich in der Aequatorialplatte der zweiten Reifungsspindel an, sondern zwischen beide Teilungen ist ein, wenn auch nur kurzes,

Ruhestadium eingeschoben. Die Bildung eines einheitlichen Kernes unterbleibt jedoch. Indem die Chromosomen aufquellen, etwas auseinanderrücken und einen hellen Hof um sich bilden, der durch eine Membran vom Plasma getrennt wird, entstehen so viele kleine Kernchen, Karyomeriten, wie Chromosomen vorhanden sind, also 10 (Fig. 41), ein Vorgang, wie er bei Trematoden und Turbellarien häufig beschrieben worden ist. Die Karyomeriten wachsen heran, die einen rascher, die andern langsamer, wandern ein wenig von der Eioberfläche gegen das Zentrum des Eies zu, behalten aber wie vorher die Chromosomen ihre kranzförmige Anordnung bei. Eine Verschmelzung einzelner Karyomeriten, wie man sie nach der Reifung gelegentlich beobachtet, findet zwischen den beiden Reifungsteilungen nicht statt. Der Spermakern hat inzwischen seine Umwandlung in den männlichen Vorkern beendet und liegt als großer einheitlicher Kern ungefähr im Zentrum des Eies (Fig. 41). Er enthält mehrere Nukleolen, nach und nach wird ein feines achromatisches Kernnetz sichtbar. Umgeben ist der männliche Pronukleus von einer Plasmastrahlung, die mit dem Fortschreiten des Reifungsprozesses an Deutlichkeit und Umfang zunimmt.

Das Ruhestadium zwischen erster und zweiter Reifungsteilung ist nur von kurzer Dauer. Die Karyomeriten werden bald wieder aufgelöst und bilden sich wieder in Chromosomen um, eine neue Spindel entsteht, von deren beiden Polen wieder deutliche Strahlungen ausgehen (Tafel V Fig. 46). Das größere, im Ei zurückgebliebene Zentrosom hat sich also anscheinend wieder geteilt. Leider sind die Einzelheiten des Verhaltens der Zentrosomen sehr schwer zu ermitteln, da während der Mitosen ein deutlich gegen das Zytoplasma abgesetztes Zentroplasma nicht vorhanden ist und die Zentriolen bei ihrer Kleinheit meist nur in überfärbten Eisenhämatoxylinpräparaten sichtbar sind. Die zweite Reifungsspindel, die wie die erste anfangs gegen die Mitte des Eies zu liegt, rückt wieder an die Oberfläche, auf den ersten Richtungskörper zu. Die 10 Dyaden, die wieder auf der Peripherie eines Kreises liegen, teilen sich, und es wird nunmehr in ganz ähnlicher Weise wie bei der ersten Reifungsteilung der zweite Richtungskörper abgeschnürt, der dann unmittelbar neben dem ersten liegt (Fig. 42 und 47). Der erste Richtungskörper teilt sich kurz nach Abschnürung des zweiten nochmals (Fig. 43, 44 und 48), der Inhalt beider wird aber sehr bald völlig achromatisch.

Die im Ei zurückbleibenden 10 Chromosomen quellen wieder wie nach der ersten Reifungsteilung auf, rücken auseinander und bilden 10 Karyomeriten (Fig. 42 und 43; in beiden Fig. sind nicht alle Karyomeriten auf dem Schnitt getroffen). Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß wir auch hier wieder ein Beispiel für „nukleolusartige Bildungen" haben, die nichts mit echten Nukleolen zu tun haben. Ebenso ist es bei den Trematoden und Turbellarien mit der Karyomeritenbildung. Zu sagen, die Chromosomen wandeln sich hier in Nukleolen um, ist ebenso falsch wie die umgekehrte Behauptung, daß die Chromosomen aus Nukleolen hervorgehen. Das Aussehen der Chromosomen, die Lage jedes einzelnen innerhalb eines eigenen Kernchens täuscht lediglich „Nukleolen" vor. Anders in dem einheitlichen männlichen Vorkern. Hier sind einer oder mehrere echte Plastinnukleolen neben einem beim weiteren Wachstum des Kernes immer deutlicher werdenden, zunächst achromatischen Retikulum vorhanden (Fig. 42 und folg.). Die zuerst gleich großen (Fig. 47) Karyomeriten wachsen sehr rasch, jedoch verschieden schnell. Vielleicht ist dieses verschiedene Wachstum der Karyomeriten lediglich auf ihre Lage zurückzuführen. Es zeigt sich nämlich, daß in der Regel die in der Mitte liegenden Karyomeriten, die durch die andern in ihrem Wachstum behindert werden, klein bleiben (Fig. 43 und 44). Ab und zu können anscheinend auch einzelne Karyomeriten miteinander verschmelzen, doch kommen derartige Verschmelzungen wohl nicht häufig vor, denn in der großen Mehrzahl der Fälle vermindert sich die Zahl der Karyomeriten des weiblichen Pronukleus bis zur Vereinigung mit dem männlichen Pronukleus nicht.

Der männliche Vorkern erwartet die Karyomeriten des weiblichen im Zentrum des Eies. In Fig. 43 haben sie ihre Wanderung ins Eiinnere begonnen, die Fig. 44 und 48 zeigen die Vereinigung. Der männliche Pronukleus entfaltet in der letzten Periode vor der Vereinigung noch ein starkes Wachstum und ist immer wesentlich größer als selbst die größten Karyomeriten, daher auch nach der Kopulation der Pronuklei immer noch leicht zu erkennen. Niemals zerfällt auch er in Karyomeriten, und dadurch unterscheidet sich Dinophilus von den genannten Turbellarien und Trematoden. Ob eine Verschmelzung der Vorkerne bzw. des männlichen mit den Karyomeriten des weiblichen stattfindet, vermag ich nicht anzugeben, da mir leider Uebergänge zur ersten Furchungsspindel fehlen. Ich halte indessen eine Verschmelzung für sehr unwahrscheinlich,

da ich die Kopulation der Pronuklei ohne Verschmelzung vielfach beobachten konnte.

Die Angaben Shearers über die Eireifung bei Dinophilus mit unseren Beobachtungen zu vergleichen, erachte ich bei der Lückenhaftigkeit und Unklarheit, die die Shearersche Darstellung kennzeichnen, für überflüssig. Nur auf einen Punkt sei hier hingewiesen. Einen männlichen Vorkern kann Shearer in den reifenden Eiern natürlich nicht brauchen, nicht in dem schon vor der Reifung „befruchteten" Weibchenei und erst recht nicht in dem „unbefruchteten" Männchenei. Nun wäre es aber mehr als sonderbar, wenn ihm, speziell in den dotterarmen Männcheneiern — Shearer hat in die Männcheneier viel zu viel Dotter eingezeichnet bzw. einzeichnen lassen —, der Spermakern bzw. der männliche Vorkern entgangen wäre, und er ist ihm auch tatsächlich nicht entgangen. In drei reifenden Männcheneiern, in seinen Fig. 38, 39 und 45 — ich gebe die eine in Textfig. 4 wieder —, hat er ihn abgebildet und als — „problematic body" bezeichnet! Ob es sich in dem einen oder anderen Falle nicht um den männlichen Vorkern, sondern um den Metanukleolus handelt, könnte mit Sicherheit natürlich nur ein genaues Studium der Präparate erweisen, immerhin glaube ich aus den oben angeführten Gründen annehmen zu dürfen, daß es sich in den Abbildungen Shearers tatsächlich um männliche Vorkerne handelt. Was speziell die in Textfig. 4 reproduzierte Abbildung anbelangt, so kann hier die wahre Natur des „problematic body" schon deshalb nicht zweifelhaft sein, weil Shearer selbst den Beginn der Plasmastrahlung eingezeichnet hat (ohne ein Wort darüber zu sagen!), die natürlich um den Metanukleolus nie auftritt. Shearer hat aber auch die Kopulation der Pronuklei im Männchenei dargestellt, wie unsere Textfig. 5 (s. n. S., Shearers Fig. 43) zeigt. Diese demonstriert sogar ganz vorzüglich den Unterschied zwischen dem männlichen Vorkern und den Karyomeriten des weiblichen. Den männlichen Vorkern durchzieht ein feines Retikulum, das den Karyomeriten



Textfigur 4.
Männchenei von Dinophilus gyrociliatus. Bildung des ersten Richtungskörpers, Pronukleus mit Plasmastrahlung, Shearers „problematic body". (Nach Shearer).

fehlt. Daß Shearer immer zwei Chromosomen in einem Karyomeriten vereinigt zeichnet, hat wohl seine Ursache in einem Beobachtungsfehler. Ganz unverständlich ist die Erklärung, die Shearer zu seiner Fig. 43 (unsere Textfig. 5) gibt: „Männchenei mit Anaphase der zweiten Reifungsteilung." Er wußte also überhaupt nicht, was er vor sich hatte. Im Weibchenei soll der „problematic body" fehlen. Die Vereinigung der Vorkerne hat Shearer aber auch hier gesehen, denn in seiner Fig. 56 z. B. kann es sich in den großen Kernen der beiden Weibcheneier wohl nur um die männlichen Pronuklei handeln. Daß Shearer seine Präparate so ganz und gar mißdeutet hat, ist um so unverständlicher, als Nelson in seiner ersten Arbeit (1904) bereits zwei ganz richtige Skizzen von der Eireifung und Befruchtung bei Dinophilus gegeben und bei- Wertigkeit der verschiedenen Teile vollständig richtig erkannt hat.



Textfigur 5.
Männchenei von Dinophilus gyrociliatus, Kopulation der Pronuklei, nach Shearer „Anaphase der zweiten Reifungsteilung". (Nach Shearer).

Am Schlusse unserer Darstellung der Eireifung und Befruchtung bei Dinophilus sei nochmals ausdrücklich betont, daß im Weibchen- und im Männchenei — auch die Abbildungen demonstrieren das ja zur Genüge — die gesamten Prozesse völlig in der gleichen Weise verlaufen, nur ist das Männchenei in der Entwicklung meistens ein wenig zurück.

7. Die ersten Furchungsteilungen.

Ehe wir den Verlauf der ersten Furchungsteilungen in Weibchen- und Männchenei schildern, sei noch die Frage der Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel einer Besprechung unterzogen. Schon in meiner Bienenarbeit (1913) bin ich der Ansicht Kostaneckis (1906) entgegengetreten, daß „im befruchteten Ei sämtlicher Metazoen die Zentriolen der ersten Furchungsspindel die direkten Abkömmlinge des vom Spermatozoon eingeführten Zentriols sind." Die von dieser Regel statuierten Ausnahmen sollen sich nach Kostanecki bei genauerer Prüfung als unhaltbar erweisen. Schon damals lagen indessen genug Beobachtungen

vor, die die Richtigkeit dieser zuerst von Boveri (1887) vertretenen Ansicht Kostaneckis sehr in Frage stellten, auch meine Beobachtungen am Bienenei sprachen dagegen, und inzwischen hat sich ihre Zahl noch beträchtlich vergrößert. Man kann heute sagen, daß zwar in sehr vielen Fällen die Teilungszentren der ersten Furchungsspindel vom Spermatozoon stammen, eine Regel oder gar ein Gesetz, wie Boveri ursprünglich meinte, ist das aber durchaus nicht. Boveri (1915), der, wie er ausdrücklich betont, in der Frage der Herkunft der Furchungszentren niemals einen so exklusiven Standpunkt eingenommen hat wie Kostanecki, erachtet durch meine Untersuchungen — mehr als ich es selbst getan hatte — den Beweis für erbracht, daß auch die Furchungszentren des befruchteten Bieneneies — für die des unbefruchteten bleibt ja gar keine andere Möglichkeit — dem Ei entstammen. Ob dabei die alten Eizentrosomen erhalten bleiben — ähnlich wie nach den schönen Untersuchungen von Müller-Calé (1913) im parthenogenetischen Ei von Cypris, wo die Zentrosomen des Ovozytenkernes während der Reifungsteilungen abseits liegen, um nachher, bei der ersten Furchungsteilung, wieder in Tätigkeit zu treten —, oder ob das Ei vollständig neue Zentrosomen bildet, ist eine Frage für sich. Ein sehr schönes Beispiel für Erhaltenbleiben des Eizentrosoms ist nach den Untersuchungen von Gille (1914) Gyrodactylus. Im besamten Ei dieses Trematoden ist weder ein Spermazentrosom noch eine Spermastrahlung vorhanden, und es läßt sich einwandfrei zeigen, daß die Zentrosomen der ersten Furchungsspindel aus dem großen Eizentrosom ihren Ursprung nehmen. Es ist nun aber noch ein dritter Fall denkbar: das eine der beiden Furchungszentren kann vom Spermatozoon, das andere vom Ei stammen. So ist es nach Conklins Angaben (1901, 1902) bei Crepidula. Und aus Dispermieexperimenten Schaxels (1913) mit Aricia erschließt Boveri (1915), daß bei diesem Wurm ebenfalls jeder Gamet ein Zytozentrum zur Zygote beisteuert.

Auch bei Dinophilus ist meiner Ansicht nach dieser letzte Fall gegeben. Den lückenlosen Beweis vermag ich zwar infolge der Ungunst des Objektes nicht zu erbringen, aber ich glaube doch immerhin auf Grund meiner Beobachtungen als das Wahrscheinlichste bezeichnen zu dürfen, daß Ei und Spermatozoon je ein Zentrosom für die erste Furchungsspindel liefern. Wir haben ausgeführt, daß zu Beginn der Eireifung, wenn sich der Kern auflöst, zwei Zentren von

ungleicher Größe an ihm auftreten (Fig. 35). Diese beiden Zentren, die wahrscheinlich kurz vorher aus einem entstehen, nehmen die Pole der ersten Reifungsspindel ein, das große den Ei-, das kleine den Richtungskörperpol. Die zweite Reifungsspindel ist wieder ebenso gebaut wie die erste, wieder bleibt das größere Zentrosom im Ei, und dieses wandert nun, umgeben von einer kräftigen Strahlung, zusammen mit den Karyomeriten des weiblichen Vorkernes dem männlichen Vorkerne entgegen. Da das Zentroplasma, wie ich schon sagte, während der Reifungsteilungen nicht scharf gegen das Zytoplasma abgesetzt ist, lassen sich die Zentren allerdings nicht immer leicht nachweisen, vorhanden aber sind wenigstens die Zentriolen immer. Das Zytozentrum des Spermakernes ist während der Reifung des Eies ebenfalls aktiv geworden, und wenn die Vorkerne kopulieren (Fig. 44), tritt das Spermazentrosom — ich vermag die Präparate nicht anders zu deuten — an den einen, das Eizentrosom an den anderen Spindelpol. Die Zentriolen beider Pole sind gleich gebaut — in Fig. 44 wie in Fig. 45 haben sich beide schon verdoppelt —, ausgeprägte Zentrosomen fehlen, die Strahlungen aber, die von beiden Zentren ausgehen, sind in der Größe deutlich verschieden. Diese Verschiedenheit ist nicht etwa ein Zufall oder auf die Schnittführung zurückzuführen, sondern sie tritt ganz konstant in der ersten Furchungsspindel auf. Ich möchte annehmen, daß sie in einer verschieden starken Kraftentfaltung der Zentren ihre Ursache hat. Nun ist schon vor der Kopulation der Pronuklei festzustellen, daß die vom Eizentrum ausgehende Strahlung stärker ist als die des Spermazentrums, und so ist es sehr wahrscheinlich, daß die größere Strahlung der ersten Furchungsspindel ebenfalls vom Eizentrosom, die kleinere aber vom Spermazentrosom ausgeht.

Diese „Heterozentrie" (Goldschmidt 1905) ist noch in anderer Hinsicht von wesentlicher Bedeutung. Ebenso wie bei Zoogonus (Goldschmidt 1905) ist sie die Ursache der inäqualen Teilung des Dinophilus-Eies. Obwohl die beiden Dinophilus-Eier, Weibchen- und Männchenei, vom Kern abgesehen so ganz verschieden gebaut sind, obwohl das eine außerordentlich dotterreich ist, das andere sehr dotterarm, fast dotterfrei, furchen sich doch beide in ganz der gleichen Weise: beide werden durch die erste Furchungsteilung in zwei sehr ungleiche Hälften zerlegt (Fig. 49 und 51), und das, obwohl im Weibchen- wie im Männchenei die Dottersubstanzen ganz gleichmäßig im ganzen Ei verteilt sind. Die totale inäquale

Teilung ist hier also lediglich auf die heterodynamischen Zentren zurückzuführen.

Im übrigen haben wir über die ersten Furchungsteilungen nur noch wenig zu sagen. In den Aequatorialplatten der Furchungsmitosen (Fig. 45) bietet die Feststellung der Chromosomenzahl Schwierigkeiten. Unschwer aber kann die Zahl bestimmt werden, wenn die Tochterchromosomen an die Pole gewandert sind und sich aus ihnen ebensoviele Karyomeriten gebildet haben (Fig. 50): immer sind 20 Karyomeriten — anfangs wenigstens — vorhanden, 20 ist die somatische Chromosomenzahl. Die Karyomeriten wachsen heran, verschmelzen teilweise (Fig. 49 und 51), doch habe ich auch während der Furchung nie einheitliche Kerne gefunden. Ein Unterschied im Verhalten der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bzw. Karyomeriten ist während der Furchung nicht vorhanden. Bei der Zelldurchschnürung kommen durch Zusammenziehung der Spindelfasern ähnliche Ringbildungen zustande (Fig. 51) wie schon bei Abschnürung der Richtungskörper. Diese werden übrigens im Laufe der Furchung früher oder später von einer der Blastomeren aufgenommen (Fig. 51) und resorbiert.

Bei der zweiten Furchungsteilung ist die größere Blastomere der kleineren immer etwas voraus (Fig. 52). Dieselbe Beobachtung machte auch Nelson (1904) bei Dinophilus conklini, während Korschelt (1882), Schimkewitsch (1895) und Prowazek (1900) auffälligerweise das Umgekehrte gefunden haben.

Experimentelle Untersuchungen.

8. Das Geschlechtsverhältnis in den Normalkulturen.

Alle Untersucher, die sich bisher mit Dinophilus experimentell beschäftigt haben, fanden in ihren Kulturen ein bestimmtes Geschlechtsverhältnis, d. h. Männchen- und Weibcheneier traten in ganz bestimmten Zahlenverhältnissen auf. Dieses Geschlechtsverhältnis ist nun aber bei den verschiedenen Untersuchern durchaus nicht immer das gleiche. „Die Zahl der Männchen", sagt Korschelt (1882), „verhält sich, den abgelegten Eiern nach zu urteilen, zu der der Weibchen wie 1:2. Es finden sich immer ungefähr doppelt so viel weibliche als männliche Eier in jeder Kapsel." In Prowazeks (1900) Kulturen scheint das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen wesentlich günstiger für die Männchen

gewesen zu sein; wenn er auch bestimmte Angaben nicht macht, so glaube ich das doch aus seinen Worten schließen zu können: „Oft werden mehrere Eier zu einer Gruppe vereinigt auf abgestorbenen Meersalatfetzen abgelegt, meist sind aber nur zwei — ein männliches und ein weibliches Ei — in zweckmäßiger Weise miteinander verbunden.“ Das Geschlechtsverhältnis wäre also ungefähr wie 1:1. Nelson (1904) zählte in 50 Kokons 214 Eier, und zwar 79 Männcheneier und 135 Weibcheneier. Das entspricht einem Geschlechtsverhältnis von 1 ♂: 1,71 ♀♀. v. Malsen (1906) hinwiederum gibt die Zahl der Weibchen in seinen „Normalkulturen“, d. h. in seinen Kulturen bei Zimmertemperatur (19° C), als beträchtlich höher an. Er zählte in 202 Gelegen insgesamt 1140 Eier, und zwar 327 Männcheneier und 813 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,4 ♀♀. Ausführlichere Angaben über das Verhältnis der Männchen- zu den Weibcheneiern macht Shearer (1912). Er wandte seine besondere Aufmerksamkeit der Frage zu, ob sich das Geschlechtsverhältnis im Verlaufe eines Jahres ändert. 10 Kokons, die er im Frühjahr durchmusterte, enthielten 76 Eier, 20 Männchen- und 56 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,8 ♀♀. Im Sommer enthielten 10 Kokons 79 Eier, 22 Männchen- und 57 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,59 ♀♀. Im Herbst fand er in 10 Kokons 78 Eier, 23 Männchen- und 55 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,39 ♀♀. Im Winter fand er in 10 Kokons 61 Eier, 18 Männchen- und 43 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also: 1 ♂ : 2,39 ♀♀. Die Schwankungen des Geschlechtsverhältnisses im Laufe des Jahres sind somit kaum nennenswert, und es wären die Unterschiede wohl noch geringer, wenn Shearer eine größere Zahl von Kokons untersucht hätte. „The two kinds of eggs, male and female“, so sagt er, „are laid together in a fairly constant ratio of a little more than two female eggs to one male, and this ratio does not appreciably change during the different seasons of the year.“ Nach Shearers Angaben war das Geschlechtsverhältnis in seinen Kulturen im Durchschnitt: 1 ♂ : 2,54 ♀♀.

Der Uebersichtlichkeit halber stellen wir die Resultate der einzelnen Untersucher hier nochmals zusammen. Das Geschlechtsverhältnis war nach den Untersuchungen von:

Prowazek	♂ : ♀ = 1 : 1
Nelson	♂ : ♀ = 1 : 1,71

Korschelt	♂ : ♀ = 1 : 2
v. Malsen	♂ : ♀ = 1 : 2,4
Shearer	♂ : ♀ = 1 : 2,54

Vergleichen wir damit unsere eigenen Beobachtungen über das Geschlechtsverhältnis in Normalkulturen, und zwar werden wir, um einen exakten Vergleich mit den obigen Angaben zu ermöglichen, im folgenden zunächst nur die Ergebnisse an Massenkulturen angeben. Die Beobachtungen über das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern bei einzelnen Weibchen enthält das nächste Kapitel. Die Normalkulturen wurden dauernd bei „Zimmertemperatur" gehalten, d. h. die Temperatur ihrer Umgebung betrug ständig, im Sommer wie im Winter, etwa 18 ° C. Geringe Schwankungen kamen vor, doch sank die Temperatur nicht unter 16 ° und stieg nicht über 20 °; im Sommer wurden die Kulturen in entsprechend kühlen Räumen untergebracht. Die Art und Weise, wie das Geschlechtsverhältnis in den Massenkulturen ermittelt wurde, habe ich bereits angegeben. Es wurde dabei die Tendenz der Weibchen ausgenutzt, ihre Eier am Wasserspiegel abzusetzen. Läßt man auf den Wasserspiegel, an dem zahlreiche Kokons schwimmen, ein Deckgläschen fallen, so haften die Kokons an diesem, man kann sie mit ihm abheben, fixieren, färben und dann die Totalpräparate mit starker Vergrößerung genau durchmustern. Im Gegensatz zu der völlig unzureichenden Methode v. Malsens (vgl S. 27) läßt sich auf diese Weise das Geschlechtsverhältnis auch in den Massenkulturen vollkommen exakt feststellen. Ueberdies bietet die Methode den Vorteil, daß man eventuelle Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses in einer Kultur oder Verschiedenheiten in verschiedenen Kulturen im Präparat festhalten und jederzeit nachprüfen und demonstrieren kann.

Am 6. Juni wurde einer Normalkultur, die etwa 8 Tage vorher angesetzt worden war, und deren Inhalt dem großen Seewasserballon des Münchener Zoologischen Instituts entstammte, eine größere Anzahl Kokons auf die oben beschriebene Weise entnommen. Die zahlreichen Weibchen hatten in den 8 Tagen bereits eine sehr große Zahl von Kokons abgesetzt. Von den fixierten Kokons enthielten 100 Kokons insgesamt 206 Eier bzw. Embryonen. Im einzelnen verteilten sich diese 206 Individuen auf die 100 Kokons folgendermaßen. Es enthielten:

84 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	84 ♂♂ +	84 ♀♀
11 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	11 ♂♂ +	22 ♀♀
5 „	+ 1 ♀	=		5 ♀♀
100 Kokons		=	95 ♂♂ +	111 ♀♀

Das Geschlechtsverhältnis war in dieser Kultur also:

♂ : ♀ = 1 : 1,17.

Dieses Resultat ist für die Männchen, wenn wir es mit den Resultaten der früh ren Untersucher vergleichen, sehr günstig. Die Zahl der Männchen ist nur wenig geringer als die der Weibchen, eine Beobachtung, die bisher nur Prowazek in seinen Kulturen machen konnte.

Nach 8 Tagen wurde der gleichen Kultur abermals eine größere Anzahl Kokons entnommen. 100 Kokons wiesen insgesamt 205 Eier bzw. Embryonen auf, und zwar enthielten:

90 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	90 ♂♂ +	90 ♀♀
6 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ +	12 ♀♀
3 „	1 ♀	=	+	3 ♀♀
1 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	2 ♂♂ +	2 ♀♀
100 Kokons		=	98 ♂♂ +	107 ♀♀

Das Geschlechtsverhältnis war dieses Mal:

♂ : ♀ = 1 : 1,09,

also noch ein wenig günstiger für die Männchen. Der Unterschied ist indessen so minimal, daß er kaum ins Gewicht fällt. Auch fernerhin konnten in dieser Kultur nennenswerte Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses nicht konstatiert werden, die Zahl der Weibchen überwog die Zahl der Männchen immer nur um ein geringes.

Aus einer anderen Normalkultur, deren Inhalt ebenfalls dem großen Seewasserballon entstammte, wurden am 9. Juni, 10 Tage nach dem Ansetzen der Kultur, zahlreiche Kokons fixiert. In 100 Kokons fanden sich insgesamt 237 Eier bzw. Embryonen, und zwar enthielten:

64 Kokons	1 ♂ + 1 ♀	=	64 ♂♂ +	64 ♀♀
27 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	27 ♂♂ +	54 ♀♀
3 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ +	6 ♀♀
2 „	1 ♀	=		2 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 1 ♀	=	4 ♂♂ +	2 ♀♀
2 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	2 ♂♂ +	6 ♀♀
100 Kokons		=	103 ♂♂ +	134 ♀♀

Das Geschlechtsverhältnis ist mithin:

♂ : ♀ = 1 : 1,3.

Im Vergleich mit der vorhergehenden Kultur ist ein etwas stärkeres Ueberwiegen der Weibchen zu konstatieren, doch sind die Unterschiede gering. Ebensowenig wie bei der vorhergehenden Kultur konnte bei dieser eine Aenderung des Geschlechtsverhältnisses im Laufe der Zeit festgestellt werden, und ganz ähnlich verhielten sich die sämtlichen Normalkulturen, die sich von dem Seewasserballon des Münchener Instituts herleiteten. Niemals beobachtete ich in diesen Kulturen ein so starkes Ueberwiegen der weiblichen Geburten wie Korschelt, v. Malsen und Shearer in den ihrigen. Meine Resultate an diesen Kulturen stehen zwischen denen von Prowazek und Nelson.

Zu einem anderen Ergebnis aber führten die Untersuchungen, die an Material ausgeführt wurden, das nicht aus dem Münchener Seewasserballon stammte. Mitte Juni setzte ich in Freiburg eine Kultur an, deren Weibchen ich einem mittelgroßen Seewasseraquarium des dortigen Zoologischen Instituts entnommen hatte. Ebenso wie das Wasser aus dem Münchener Seewasserballon war auch der Inhalt des Freiburger Aquariums wahrscheinlich aus der Adria (Rovigno bzw. Triest; siehe auch Kapitel 1 über die Herkunft des Materials). Die Kultur entwickelte sich in kurzer Zeit sehr gut, und am 6. Juli fixierte ich eine größere Anzahl Kokons. In 100 Kokons zählte ich insgesamt 298 Eier bzw. Embryonen, und zwar enthielten:

44 Kokons	1 ♂ + 2 ♀♀	=	44 ♂♂ +	88 ♀♀
24 „	1 ♂ + 1 ♀	=	24 ♂♂ +	24 ♀♀
7 „	1 ♀	=		7 ♀♀
6 „	2 ♂♂ + 3 ♀♀	=	12 ♂♂ +	18 ♀♀
5 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	5 ♂♂ +	15 ♀♀
3 „	2 ♂♂ + 2 ♀♀	=	6 ♂♂ +	6 ♀♀
3 „	2 ♀♀	=		6 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 1 ♀	=	4 ♂♂ +	2 ♀♀
2 „	2 ♂♂ + 4 ♀♀	=	4 ♂♂ +	8 ♀♀
2 „	3 ♂♂ + 4 ♀♀	=	6 ♂♂ +	8 ♀♀
1 „	3 ♂♂ + 3 ♀♀	=	3 ♂♂ +	3 ♀♀
1 „	1 ♂ + 4 ♀♀	=	1 ♂ +	4 ♀♀
100 Kokons		=	109 ♂♂ +	189 ♀♀

Das Geschlechtsverhältnis war also in dieser Kultur:

$$♂ : ♀ = 1 : 1{,}73.$$

Das bedeutet gegenüber meinen bisher besprochenen Kulturen ein stärkeres Ueberwiegen der weiblichen Individuen, hier 1,73, dort 1,09—1,3 auf 1 Männchen. Auch in dieser Kultur ist zwar die relative Zahl der weiblichen Geburten nicht so groß wie in den Kulturen Korschelts, v. Malsens und Shearers, aber das Resultat steht dieses Mal zwischen denen von Nelson und Korschelt. Wenn man berücksichtigt, daß Korschelt das Geschlechtsverhältnis nicht an einer größeren Zahl von Kokons berechnet, sondern ungefähr angegeben und wahrscheinlich dabei die relative Zahl der Männcheneier etwas unterschätzt hat, so kann man wohl sagen, daß das Geschlechtsverhältnis in meiner Freiburger Kultur ungefähr das gleiche war wie in den Kulturen Korschelts und Nelsons. Auch in der Freiburger Kultur blieb das Geschlechtsverhältnis konstant.

Noch mehr als der Unterschied im Geschlechtsverhältnis fällt aber die Differenz in der Gesamtzahl der Eier in 100 Kokons in den Münchener Kulturen einerseits und der Freiburger Kultur andererseits in die Augen. Während dort 100 Kokons insgesamt 206 bzw. 205 bzw. 237 Individuen aufwiesen, fanden sich hier in 100 Kokons 298 Individuen, d. h. also in dem einen Falle kamen 2,05—2,37 Eier auf einen Kokon, in dem anderen Falle 2,98. Aus den vorliegenden Angaben der früheren Untersucher läßt sich ersehen, daß ebenso wie das Geschlechtsverhältnis auch die Größe der Gelege in den verschiedenen Kulturen sehr verschieden war. Korschelt gibt an: „Die Zahl der in einer Kapsel befindlichen Eier ist sehr verschieden, meist sind nur zwei weibliche und ein männliches Ei in ihr vorhanden, doch fand ich auch solche Kapseln, die bis zu 8 großen und mehrere kleine Eier enthielten". Prowazeks Bemerkung, daß „meist nur zwei — ein männliches und ein weibliches Ei — in zweckmäßiger Weise miteinander verbunden sind", habe ich bereits erwähnt. Nach Nelson kommen 3—7 Eier auf einen Kokon. v. Malsen äußert sich folgendermaßen: „Gelege von 5—6 Eiern bilden die Regel. Häufig finden sich solche mit einem männlichen und zwei weiblichen Eiern. Gelege mit 10 bis 14 Eiern kommen öfter vor. Es ist also in der Größe der Gelege schon von Natur aus eine große Variationsbreite vorhanden. Das Verhältnis der Geschlechter im einzelnen Gelege ist geringen Schwan-

kungen unterworfen, im allgemeinen aber ziemlich konstant." In Shearers Kulturen zeigten die Weibchen die Tendenz zur Bildung sehr großer Kokons. Er beobachtete wiederholt Kokons mit 14 Eiern, nie hingegen solche mit weniger als 3 Eiern. In der folgenden Tabelle sind die Resultate sämtlicher Untersucher zusammengestellt.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Größe der Kokons
Prowazek	♂ : ♀ = 1 : 1	1 ♂ + 1 ♀ = 2 Eier
Nachtsheim	♂ : ♀ = 1 : 1,17	0,95 ♂ + 1,11 ♀♀ = 2,06 ,,
(München)	♂ : ♀ = 1 : 1,09	0,98 ♂ + 1,07 ♀♀ = 2,05 ,,
	♂ : ♀ = 1 : 1,3	1,03 ♂♂ + 1,34 ♀♀ = 2,37 ,,
Nelson . . .	♂ : ♀ = 1 : 1,71	1,58 ♂♂ + 2,7 ♀♀ = 4,28 ,,
Nachtsheim (Freiburg)	♂ : ♀ = 1 : 1 73	1,09 ♂♂ + 1,89 ♀♀ = 2,98 ,,
Korschelt	♂ : ♀ = 1 : 2	1 ♂ + 2 ♀♀ = 3 ,,
v. Malsen	♂ : ♀ = 1 : 2,4	1,62 ♂♂ + 4,02 ♀♀ = 5,64 ,,
Shearer		
Frühjahr	♂ : ♀ = 1 : 2,8	2 ♂♂ + 5,6 ♀♀ = 7,6 ,,
Sommer	♂ : ♀ = 1 : 2,59	2,2 ♂♂ + 5,7 ♀♀ = 7,9 ,,
Herbst	♂ : ♀ = 1 : 2,39	2,3 ♂♂ + 5,5 ♀♀ = 7,8 ,,
Winter	♂ : ♀ = 1 : 2,39	1,8 ♂♂ + 4,3 ♀♀ = 6,1 ,,

Geschlechtsverhältnis und Größe der Gelege bei Dinophilus sind also, wenn wir die Beobachtungen der bisherigen Untersucher vergleichen, verhältnismäßig weitgehenden Schwankungen unterworfen. Während in Prowazeks Kulturen Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden waren und ein Kokon in der Regel nur 2 Eier, ein männliches und ein weibliches, enthielt, fand Shearer im Sommer auf 1 Männchen 2,59 Weibchen und in einem Kokon durchschnittlich 7,9 Eier. Zwischen diesen beiden Extremen sind alle Uebergänge vorhanden. Es scheint, daß zwischen Geschlechtsverhältnis und Kokongröße eine gewisse Korrelation besteht, wie auch aus der Tabelle ersichtlich ist, indem mit der relativen Zahl der Weibchen auch die Größe der Kokons zunimmt. Nur die Beobachtungen Nelsons machen davon eine Ausnahme; trotz der verhältnismäßig geringen Zahl von Weibchen in seinen Kulturen (1,71 auf 1 Männchen) ist die durchschnitt-

liche Größe der Kokons (4,28 Eier) viel beträchtlicher als in meiner Freiburger Kultur.

Es erhebt sich nun die Frage, welches die Ursachen für dieses ganz verschiedene Geschlechtsverhältnis und die verschiedene Kokongröße in den verschiedenen Kulturen sind. Man könnte zunächst an äußere Faktoren denken und Ernährung, Temperatur, Beleuchtung usw. dafür verantwortlich machen, zumal da ja nach den weiter unten noch ausführlicher zu besprechenden Untersuchungen v. Malsens Dinophilus auf Temperaturwechsel z. B. mit einem sehr deutlichen Wechsel des Geschlechtsverhältnisses reagieren soll. Daß indessen Dinophilus in den Kulturen der verschiedenen Untersucher unter sehr verschiedenen Bedingungen gelebt hat, ist wenig wahrscheinlich. Ich selbst habe die Tiere in meinen Massenkulturen ebenso gefüttert wie v. Malsen die seinigen, habe sie in derselben Temperatur und unter ähnlichen Beleuchtungsverhältnissen gehalten, und was meine Münchener und Freiburger Kulturen im besonderen anbetrifft, so kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß diese sich unter ganz den gleichen äußeren Bedingungen befunden haben wie jene. Aeußere Faktoren können also nicht maßgebend sein, und die bisherigen Resultate weisen denn auch meines Erachtens mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß es innere Faktoren sind, die das Geschlechtsverhältnis und die Kokongröße bei Dinophilus bestimmen. Geschlechtsverhältnis und Kokongröße sind ererbte Eigenschaften, und wir können bei Dinophilus verschiedene Rassen unterscheiden, bei denen Geschlechtsverhältnis und Kokongröße konstant verschieden sind. Wenn auch diese beiden Eigenschaften in jeder Rasse eine gewisse Variation zeigen, in der einen Rasse vielleicht eine größere Variationsbreite haben als in der anderen, so hat doch in jeder Rasse jede Eigenschaft ihren bestimmten Mittelwert, und eben diese Mittelwerte sind verschieden. Ob neben diesen inneren Faktoren äußere Faktoren Geschlechtsverhältnis und Kokongröße mehr oder weniger zu modifizieren vermögen, ist eine zweite Frage. In den folgenden Kapiteln soll diesen Fragen weiter nachgegangen werden. Da aber wirklich eindeutige Resultate nicht an Massenkulturen erzielt werden können, wurden die weiteren Untersuchungen lediglich an Einzelkulturen durchgeführt. Freilich muß hier — wie schon in der Einleitung — nochmals darauf hingewiesen

werden, daß infolge des Krieges die Experimente abgebrochen werden mußten, als sie auf dem Höhepunkte standen, und infolgedessen nicht in dem Umfange durchgeführt werden konnten, wie es ursprünglich geplant war, und wie es auch wünschenswert gewesen wäre. Die endgültige Beantwortung mancher Spezialfragen muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

9. Lebensgeschichte einzelner Weibchen.

Im folgenden soll die Lebensgeschichte einzelner Weibchen dargestellt werden, die unter normalen Verhältnissen lebten, d. h. unter ähnlichen Bedingungen wie die Tiere in den Massenkulturen, wenigstens was Temperatur und Beleuchtungsverhältnisse anbelangt. Hinsichtlich ihrer Ernährung ist zu bemerken, daß die Weibchen in den Einzelkulturen zwar dasselbe Futter erhielten wie die Weibchen in den Massenkulturen, aber insofern besser gestellt waren als diese, als sie dauernd Ueberfluß an Nahrung hatten. In jeder Kultur befand sich ständig ein kleines Stückchen faulendes Muschelfleisch, die Weibchen hatten keine Konkurrenten beim Nahrungserwerb, und man fand sie denn auch meistens auf den Muschelfleischstückchen herumkriechend. Häufig setzten sie auch dort ihre Kokons ab, ein Verhalten, das freilich nicht zweckmäßig war, da diese Kokons in der Regel bald von Bakterien und Pilzen überwuchert wurden, so daß die Embryonen abstarben. Ein Unterschied, der als Differenz in den äußeren Bedingungen zwischen Einzel- und Massenkulturen betrachtet werden könnte, besteht noch darin, daß in den Einzelkulturen das Wasser, um ein Ueberhandnehmen der Bakterien und Pilze zu verhindern, ungefähr alle drei Tage gewechselt wurde, während die Massenkulturen nur hin und wieder oder überhaupt nicht durchlüftet wurden. Sobald ein Weibchen in Einzelkultur einen Kokon abgesetzt hatte, wurde es in eine andere Schale gebracht und der Kokon für sich weiter beobachtet. Im übrigen sei, was die Kulturführung anbetrifft, auf das Kapitel verwiesen, in dem die Zuchtmethoden bereits dargestellt wurden (Seite 26 ff.).

Es folgt zunächst die Lebensgeschichte einiger Weibchen, die aus dem Seewasserballon des Münchener Instituts stammten.

Weibchen A.[1]).

4. Mai. Einer bereits längere Zeit beobachteten Massenkultur, deren Geschlechtsverhältnis durchschnittlich war: ♂ : ♀ = 1 : 1,3, wird ein Kokon mit zwei Weibcheneiern und einem Männchenei (es handelte sich, genauer gesprochen, bereits um Embryonen) entnommen und in Einzelkultur gebracht.

7. Mai. Die beiden Weibchen schlüpfen aus, wahrscheinlich nach vorheriger Begattung durch das Männchen. Dieses verläßt nach den Weibchen ebenfalls den Kokon, geht aber dann bald zugrunde.

16. Mai. Die beiden Weibchen werden isoliert, die Lebensgeschichte des zweiten Weibchens (Weibchen B) wird weiter unten wiedergegeben.

20. Mai. Weibchen A setzt seinen ersten Kokon ab:

	1. Kokon:	1 ♂ + 2 ♀♀	
21. ,,	2. ,,	1 ♂ + 5 ♀♀	
23. ,,	3. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀	
25. ,,	4. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀	
13. Juni.	5. ,,	3 ♂♂ + 4 ♀♀	
20. ,,	6. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀	
30. ,,	7. ,,	6 ♂♂ + 4 ♀♀,	außerdem 2 lose Weibcheneier ohne Gallerthülle.
2. Juli.	8. ,,	1 ♂ + 5 ♀♀	
	9. ,,	1 ♀	
3. ,,	10. ,,	2 ♀♀	
	11. ,,	1 ♀	
4. ,,	12. ,,	2 ♂♂ + 3 ♀♀,	außerdem 2 lose Weibcheneier ohne Gallerthülle.
11. ,,	13. ,,	2 ♂♂ + 1 ♀,	außerdem 3 lose Männcheneier und 7 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
12. ,,	14. ,,	1 ♀	
13. ,,	15. ,,	3 ♂♂	
14. ,,	16. ,,	8 ♂♂ + 15 ♀♀	
27. ,,	Das Weibchen ist abgestorben.		

1) Die Bezeichnung der Weibchen mit fortlaufenden Buchstaben wurde der Uebersichtlichkeit halber gewählt; sie bedeutet nicht, daß die Weibchen auch in dieser Reihenfolge gezüchtet wurden. Die Gesamtzahl der einzeln gezüchteten Weibchen und Kokons beläuft sich auf über 200.

Das Weibchen lebte, vom Tage des Ausschlüpfens aus dem Kokon an gerechnet, 81 Tage und erzeugte in dieser Zeit 16 Kokons mit 30 Männchen- und 51 Weibcheneiern. Außerdem setzte es 3 Männchen- und 11 Weibcheneier einzeln, d. h. ohne Kokon, ab. Die Gesamtzahl der Eier, die das Weibchen hervorbrachte, beträgt somit 95, und zwar kamen auf 33 Männcheneier 62 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also:

$$♂ : ♀ = 1 : 1{,}88.$$

Gegenüber der Massen-Stammkultur, deren Geschlechtsverhältnis, wie gesagt, ♂ : ♀ = 1 : 1,3 war, bedeutet das ein Anwachsen der relativen Zahl der Weibchen. Teilweise ist diese Zunahme der weiblichen Geburten sicher nur eine scheinbare. Mit dem Aelterwerden setzte das Weibchen eine zunehmende Zahl von Eiern ohne Kokonhülle ab. Es ist das eine bei älteren Weibchen des öfteren zu beobachtende Erscheinung. Offenbar funktionieren die Schleimdrüsen, die das Material für den Kokon liefern, bei den alten Weibchen bisweilen nicht mehr in der richtigen Weise, so daß die Abscheidung der Gallerthülle um die Eier unterbleibt. Uebrigens gehen diese Eier, die schädlichen Einflüssen der Außenwelt viel mehr ausgesetzt sind als solche in normalen Kokons, in der Regel bald zugrunde. Während man nun die losen Weibcheneier in den Einzelkulturen unschwer findet, übersieht man die Männcheneier infolge ihrer Kleinheit außerordentlich leicht; es kommt hinzu, daß diese besonders rasch zerfallen, wenn sie Einflüssen ihrer Umgebung erliegen. Und so ist anzunehmen, daß das Weibchen A außer den 11 losen Weibcheneiern mehr als 3 lose Männcheneier abgesetzt hat, daß die weiteren aber der Beobachtung entgangen sind. Berechnen wir das Geschlechtsverhältnis der in den 16 Kokons abgelegten Eier, so kommen wir zu einer für die Männchen günstigeren Zahl, es verhält sich dann:

$$♂ : ♀ = 1 : 1{,}7.$$

Im Vergleich mit dem Geschlechtsverhältnis in der Massenstammkultur bedeutet das immer noch ein, wenn auch nicht sehr bedeutendes, Plus an Weibchen. Eine geringe Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten gegenüber der Massenstammkultur ist, wie bereits hier betont sei, in den Einzelkulturen nicht selten zu beobachten, und diese Zunahme führe ich zurück auf die wesentlich besseren Ernährungsverhältnisse in den Einzelkulturen. Diese scheinen mir den wichtigsten Unterschied in den äußeren

Bedingungen der Massen- und der Einzelkulturen darzustellen. Während in den großen Einmachgläsern, in denen die Massenkulturen gehalten wurden, die Weibchen immer auf den Boden des Gefäßes herabkriechen mußten, um reichliche Nahrung zu finden — hier lagen ständig einige Stückchen Muschelfleisch, die Kokons aber setzten die Weibchen ja mit Vorliebe am Wasserspiegel und im Randwinkel ab —, enthielt die Einzelkultur so wenig Wasser, daß das Weibchen schon aus diesem Grunde immer in der Nähe der Nahrungsquelle blieb, wo es überdies keine Konkurrenten hatte. Es ist ja ohne weiteres einleuchtend, daß ein gut ernährtes Weibchen eher imstande ist, eine große Zahl der reich mit Reservestoffen beladenen Eier zu erzeugen als ein weniger gut ernährtes Weibchen. Wir werden weiter unten die Bedeutung der Ernährung für das Geschlechtsverhältnis noch besprechen.

Noch auffälliger aber als die meist doch nur geringe Zunahme der relativen Zahl der Weibcheneier in den Einzelkulturen ist die Größenzunahme der Gelege. In den Münchener Massenkulturen enthielt ein Kokon durchschnittlich 2,05—2,37 Eier (und zwar 0,95—1,03 Männchen- und 1,07—1,34 Weibcheneier). Ein Kokon des aus der gleichen Quelle stammenden Weibchens A wies hingegen durchschnittlich 5,06 Eier (1,87 Männchen- und 3,19 Weibcheneier) auf! Das bedeutet also, daß die Kokons in der Einzelkultur weit mehr als doppelt so groß waren wie in der Massenkultur! Die Zunahme der Kokongröße ist ein Charakteristikum sämtlicher einzeln gezüchteter Weibchen. Auch sie führe ich auf die bessere Ernährung der Einzelweibchen zurück. Infolge der reichlichen Zufuhr von Nährsubstanzen entwickeln sich die Keimzellen im Ovar viel rascher, es gelangt vor allem eine größere Zahl von Eiern gleichzeitig zur Reife als unter schlechteren Ernährungsverhältnissen, und so vergrößert sich auch die Zahl der zu gleicher Zeit zur Ablage reifen Eier, es kommen größere Kokons zustande. Uebrigens produzierte Weibchen A den größten Kokon, der überhaupt jemals beobachtet wurde; sein letzter (16.) Kokon enthielt 8 Männchen- und 15 Weibcheneier! Ein Kokon (15.) enthielt nur Männcheneier (3), ebenfalls eine große Seltenheit. Kokons mit nur Weibcheneiern kommen öfters vor; Weibchen A erzeugte 4 Kokons mit nur Weibcheneiern (9.—11. und 14. Kokon).

Zur Lebensgeschichte des Weibchens A sei noch bemerkt, daß es seinen ersten Kokon am 13. Tage nach dem Ausschlüpfen,

den letzten am 68. Tage absetzte. Die Individuen des ersten Kokons brauchten 7 Tage zur Entwicklung, die Kokons 2—4 wurden als Kältekultur weitergezüchtet (siehe weiter unten Weibchen N, O und P). Die Embryonen der letzten Kokons starben alle im Laufe der Entwicklung ab. Auch dies ist eine Erscheinung, die man bei älteren Weibchen des öfteren feststellen kann. Offenbar gehen ab und zu, wenn die Weibchen eine gewisse Anzahl Kokons erzeugt haben, die Spermatozoen zu Ende. Da eine Begattung der geschlechtsreifen Weibchen nicht mehr erfolgt, müssen die weiteren Eier unbesamt abgesetzt werden. Unbefruchtete Eier aber beginnen zwar eine parthenogenetische Entwicklung, die aus ihnen entstehenden Embryonen sind jedoch immer anormal und sterben früher oder später ab (siehe Kapitel 12).

Weibchen B.

4. Mai. Aus Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird ein Kokon mit einem Männchenei und zwei Weibcheneiern isoliert.

7. Mai. Ausschlüpfen der Weibchen.

16. ,, Die beiden Weibchen werden isoliert (Lebensgeschichte des Weibchens A siehe oben).

20. Mai. Weibchen B setzt seinen ersten Kokon ab:

	1. Kokon:	1 ♂ + 3 ♀♀	
23. ,,	2. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀	
9. Juni.	3. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀	
27. ,,	4. ,,	3 ♂♂ + 3 ♀♀	
3. Juli.	5. ,,	3 ♂♂ + 7 ♀♀	
4.	6. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀	
9. ,,	7. ,,	3 ♂♂ + 2 ♀♀	
12. ,,	8. ,,	7 ♂♂ + 3 ♀♀	
13. ,,	9. ,,	1 ♂ + 1 ♀	
14. ,,	10. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀,	außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
16. ,,	Das Weibchen ist abgestorben.		

Das Weibchen, eine Schwester des Weibchens A, lebte vom Tage des Ausschlüpfens an 70 Tage, war also etwas kurzlebiger als die Schwester. Es erzeugte 10 Kokons mit 23 Männchen- und 29 Weibcheneiern, außerdem 1 Weibchenei ohne Kokon. Der erste

Kokon wurde am 13. Tage nach dem Ausschlüpfen, der letzte am 68. Tage abgesetzt, d. h. die 10 Kokons mit 52 (+ 1) Eiern wurden innerhalb der gleichen Zeit hervorgebracht wie die 16 Kokons mit 81 (+ 14) Eiern des Weibchens A. Weibchen B war also auch weniger produktiv als die Schwester. Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens B war:

$$♂ : ♀ = 1 : 1{,}26.$$

Weibchen B erzeugte somit nicht nur absolut, sondern auch relativ weniger Weibcheneier als Weibchen A; das Geschlechtsverhältnis seiner Eier entspricht ungefähr dem der Massenstammkultur. Hinsichtlich der Kokongröße verhielt es sich indessen ganz ähnlich wie Weibchen A, ja die durchschnittliche Eizahl seiner Kokons ist sogar noch etwas größer: 5,3 Eier (und zwar 2,3 Männchen- und 3 Weibcheneier). Bemerkenswert ist der 7. Kokon, der 7 Männchen- und 3 Weibcheneier enthielt, eine selten große Zahl von Männcheneiern.

Weibchen C.

Dieses Weibchen stammte ebenfalls aus einer Massenkultur, die sich von dem Seewasserballon des Münchener Instituts herleitete, wurde aber zu einer anderen Jahreszeit gezüchtet als die Weibchen A und B. Die äußeren Bedingungen, unter denen das Weibchen gehalten wurde, waren ganz die gleichen wie bei Weibchen A und B.

9. Januar. Aus einer Massenkultur wird ein bereits geschlechtsreifes Weibchen isoliert.

13. ,,	1. Kokon:	2 ♀♀	
16. ,,	2. ,,	1 ♂ + 5 ♀♀	
20. ,,	3. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀	
25. ,,	4. ,,	2 ♂♂ + 3 ♀♀	
30. ,,	5. ,,	2 ♀♀	
31. ,,	6. ,,	2 ♂♂ + 1 ♀	
4. Februar.	7. ,,	2 ♂♂ + 3 ♀♀	
9. ,,	8. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀	
12. ,,	9. ,,	3 ♂♂ + 2 ♀♀	
15. ,,	10. ,,	3 ♂♂ + 3 ♀♀,	die Gallerthülle um diesen Kokon fehlte fast vollständig.

20. Februar 11. Kokon: 3 ♂♂ + 3 ♀♀, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
25. ,, 12. ,, 1 ♀
28. ,, Weibchen abgestorben.

Das Weibchen wurde 51 Tage lang beobachtet und produzierte in dieser Zeit 12 Kokons mit 19 Männchen- und 30 Weibcheneiern, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle, Geschlechtsverhältnis also bei Berücksichtigung aller beobachteten Eier:

♂ : ♀ = 1 : 1,68.

Die durchschnittliche Größe der Kokons betrug 4,08 Eier (1,58 Männchen- und 2,5 Weibcheneier). Die jungen Weibchen schlüpften 9—11 Tage nach Ablage der Kokons aus, die Embryonen der letzten Kokons starben ab. Mehrere Kokons enthielten nur Weibcheneier. Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens C war ähnlich wie beim Weibchen A, die Kokongröße war etwas geringer.

Weitere in Einzelkultur gezüchtete und aus dem Seewasserballon stammende Weibchen gaben ganz ähnliche Resultate, das Geschlechtsverhältnis war gegenüber der Massenstammkultur durchschnittlich etwas zugunsten der Weibchen verschoben, die Kokongröße übertraf die in den Massenkulturen immer beträchtlich. Nur ein einziges Mal beobachtete ich ein aus der gleichen Quelle stammendes Weibchen, dessen Eier ein wesentlich anderes Geschlechtsverhältnis zeigten. Seine Lebensgeschichte ist im folgenden wiedergegeben.

Weibchen D.

12. Juni. Aus Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird ein junges Weibchen isoliert.
18. ,, 1 Kokon: 1 ♂ + 2 ♀♀
19. ,, 2. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀
20. ,, 3. ,, 1 ♂ + 4 ♀♀
21. ,, 4. ,, 2 ♂♂ + 6 ♀♀
23. ,, 5. ,, 1 ♂ + 4 ♀♀
24. ,, 6. ,, 1 ♂ + 3 ♀♀
25. ,, 7. ,, 2 ♂♂ + 5 ♀♀
27. ,, 8. ,, 3 ♂♂ + 6 ♀♀
28. ,, 9. ,, 2 ♂♂ + 6 ♀♀

2. Juli. 10. Kokon: 1 ♂ + 5 ♀♀
4. ,, Weibchen abgestorben.

Das Weibchen erzeugte 10 Kokons mit 15 Männchen- und 43 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also:

♂ : ♀ = 1 : 2,86.

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 5,8 Eier (1,5 Männchen- und 4,3 Weibcheneier). Auffällig ist, in wie kurzer Zeit das Weibchen die 10 durchweg sehr großen Kokons hervorbrachte: in der Zeit vom 18. Juni bis 2. Juli, also innerhalb von 14 Tagen 58 Eier, darunter 43 Weibcheneier! Entwicklungsdauer der jungen Weibchen 8—10 Tage.

Worauf ist nun das von den übrigen Kulturen gleichen Ursprungs gänzlich abweichende Geschlechtsverhältnis dieses Weibchens bzw. seiner Eier zurückzuführen? Die äußeren Bedingungen, unter denen das Weibchen gehalten wurde, unterschieden sich nicht im geringsten von denen der bisher besprochenen Einzelkulturen. Aeußere Faktoren können also wohl kaum für dieses starke Ueberwiegen der Weibcheneier verantwortlich gemacht werden, und es lag nahe, daran zu denken, daß dieses Weibchen einer anderen Rasse angehörte, einer Rasse mit konstant höherem Prozentsatz an Weibchen als die größte Mehrzahl der Tiere in den Münchener Kulturen. Das ist in der Tat der Fall, wie die Beobachtung der Nachkommen des Weibchens D zeigte. Die Eier der Nachkommen, welche unter gleichen Bedingungen wie die Mutter standen, wiesen ein ganz ähnliches Geschlechtsverhältnis auf. Ich lasse die Lebensgeschichte einer Tochter des Weibchens D folgen.

Weibchen E.

21. Juni. Der 4. Kokon des Weibchens D, enthaltend 2 Männchen- und 6 Weibcheneier, wird isoliert.
1. Juli. Sämtliche Weibchen schlüpfen aus.
9. ,, Ein Weibchen wird isoliert.
10. ,, 1. Kokon: 1 ♂ + 2 ♀♀
13. ,, 2. ,, 1 ♂ + 4 ♀♀
15. ,, 3. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀
16. ,, 4. ,, 3 ♂♂ + 4 ♀♀
17. ,, 5. ,, 2 ♀♀
18. ,, 6. ,, 4 ♀♀

19. Juli.	7. Kokon:	1 ♂ + 5 ♀♀
21. ,,	8. ,,	1 ♂ + 5 ♀♀
22. ,,	9. ,,	4 ♀♀
24. ,,	10. ,,	3 ♂♂ + 5 ♀♀.

Die 10 Kokons des Weibchens E enthielten 11 Männchen- und 37 Weibcheneier, Geschlechtsverhältnis also:

♂ : ♀ = 1 : 3,36.

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 4,8 Eier (1,1 Männchen- und 3,7 Weibcheneier). Während die relative Zahl der Weibcheneier dieses Weibchens sogar noch beträchtlich größer ist als bei der Mutter, ist die durchschnittliche Größe der Kokons geringer. Auch dieses Weibchen erzeugte die 10 Kokons in sehr kurzer Zeit, in 15 Tagen.

Die folgenden Weibchen rühren aus dem Freiburger Seewasseraquarium her, d. h. aus der Massen-Stammkultur, deren Geschlechtsverhältnis war: ♂ : ♀ = 1 : 1,73.

Weibchen F.

20. Januar.	Der Freiburger Massenkultur werden mehrere Weibchen entnommen und isoliert.	
26. ,,	Weibchen F setzt seinen ersten Kokon ab:	
	1. Kokon:	2 ♀♀
28. ,,	2. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀
30. ,,	3. ,,	1 ♂ + 5 ♀♀
1. Februar.	4. ,,	2 ♀♀
2. ,,	5. ,,	1 ♂ + 4 ♀♀
4. ,,	6. ,,	5 ♂♂ + 4 ♀♀
8. ,,	7. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀
10. ,,	8. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀
12. ,,	9. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀
20. ,,	Weibchen abgestorben.	

Innerhalb von 17 Tagen setzte das Weibchen 9 Kokons ab mit 12 Männchen- und 26 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also:

♂ : ♀ = 1 : 2,17.

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 4,22 Eier (1,33 Männchen- und 2,89 Weibcheneier). Die jungen Weibchen schlüpften durch-

schnittlich nach 13 Tagen aus, die Embryonen der letzten Kokons entwickelten sich anormal und starben ab.

Weibchen G.

Datum		Kokon		Inhalt
20.	Januar.	Der Freiburger Massenkultur werden mehrere Weibchen entnommen und isoliert.		
28.	„	Weibchen G setzt seinen ersten Kokon ab:		
		1.	Kokon:	2 ♂♂ + 2 ♀♀
31.	„	2.	„	1 ♂ + 2 ♀♀
1.	Februar.	3.	„	1 ♂ + 3 ♀♀
2.	„	4.	„	1 ♂ + 4 ♀♀
3.	„	5.	„	3 ♂♂ + 5 ♀♀
5.	„	6.	„	3 ♂♂ + 5 ♀♀
8.	„	7.	„	2 ♂♂ + 3 ♀♀
9.	„	8.	„	1 ♂ + 4 ♀♀
10.	„	9.		1 ♂ + 2 ♀♀
15.	„	Weibchen abgestorben.		

Innerhalb von 14 Tagen setzte das Weibchen 9 Kokons ab mit 15 Männchen- und 30 Weibcheneiern, Geschlechtsverhältnis also:

$$♂ : ♀ = 1 : 2.$$

Die Kokongröße betrug durchschnittlich 5 Eier (1,67 Männchen- und 3,33 Weibcheneier). Die Entwicklungsdauer der Weibchen war durchschnittlich 14 Tage.

Weibchen H.

Datum		Kokon		Inhalt
4.	Mai.	Kokon mit 1 Männchen- und 1 Weibchenei (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert.		
7.	„	Weibchen und Männchen schlüpfen aus.		
27.	„	1.	Kokon:	3 ♀♀, außerdem 2 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
6.	Juni.	2.	„	3 ♀♀
4.	Juli.	3.	„	3 ♂♂ + 5 ♀♀
6.	„	4.	„	4 ♂♂ + 4 ♀♀
14.	„	5.	„	8 ♂♂ + 10 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
15.	„	6.	„	1 ♂ + 1 ♀
16.	„	7.	„	1 ♂ + 2 ♀♀
18.	„	8.	„	1 ♀
20.	„	Weibchen abgestorben.		

Weibchen H produzierte 8 Kokons mit 17 Männchen- und 29 Weibcheneiern, außerdem 3 Weibcheneier ohne Kokon, bei Berücksichtigung aller beobachteten Eier Geschlechtsverhältnis also:

$$♂ : ♀ = 1 : 1,88.$$

Die Kokongröße betrug 5,75 Eier (2,12 Männchen- und 3,63 Weibcheneier). Auffällig ist die lange Zeitdauer, die zur Produktion der 8 Kokons notwendig war. Erst 20 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte das Weibchen seinen ersten Kokon ab, 72 Tage nach dem Ausschlüpfen seinen letzten, die 8 Kokons also innerhalb von 52 Tagen. Da die Embryonen sämtlicher Kokons sich anormal entwickelten und alle im Laufe der Entwicklung abstarben, kann als sicher gelten, daß das Weibchen unbegattet geblieben ist und infolgedessen alle Eier unbefruchtet zur Entwicklung kamen. Die langsame Eierproduktion sowie die mangelhafte Kokonbildung sprechen ebenfalls für das Unbegattetsein des Weibchens (siehe weiter unten Kapitel 12).

Weibchen I.

4. Mai.	Kokon mit 1 Männchen- und 1 Weibchenei (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert.
7. ,,	Um ½1 Uhr nachmittags schlüpft das Weibchen aus. In diesem Augenblick wird es von dem Männchen, das ihm seitlich am vorletzten Segment ansitzt, begattet (siehe Tafel II Figur 1). So wird das Männchen mit aus dem Kokon herausgetragen. Nach etwa einer Minute ist die Begattung beendet, das Männchen schlüpft wieder in den Kokon (siehe Seite 36).
17. ,,	Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben (am vorhergehenden Tage lebte es noch).
18. ,,	1. Kokon: 1 ♂ + 2 ♀♀
21. ,,	2. ,, 1 ♂ + 1 ♀
24. ,,	3. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀
25. ,,	4. ,, 1 ♂ + 3 ♀♀
6. Juni.	5. ,, 2 ♀♀
9. ,,	5 Weibcheneier ohne Gallerthülle.
13. ,,	6. Kokon: 1 ♀
15. ,,	7. ,, 3 ♂♂ + 4 ♀♀
16. ,,	Weibchen abgestorben.

Außer 7 Kokons mit 7 Männchen- und 15 Weibcheneiern erzeugte Weibchen I noch 5 Weibcheneier ohne Kokon. Da anzunehmen ist, daß außer diesen 5 Weibcheneiern auch lose Männcheneier abgesetzt wurden, die aber der Beobachtung entgangen sind, werden bei Berechnung des Geschlechtsverhältnisses die 5 einzelnen Weibcheneier außer acht gelassen. Für die 7 Kokons ist das Geschlechtsverhältnis:

$$♂ : ♀ = 1 : 2{,}14.$$

Der erste Kokon wurde 11 Tage nach dem Ausschlüpfen des Weibchens abgelegt, die 7 Kokons wurden innerhalb von 28 Tagen hervorgebracht. Durchschnittliche Kokongröße 3,14 Eier (1 Männchenei und 2,14 Weibcheneier). Entwicklungsdauer der Weibchen durchschnittlich 12 Tage.

Weibchen K.

4. Mai.	Kokon mit 1 Männchenei und 2 Weibcheneiern (bzw. Embryonen) aus der Freiburger Massenkultur wird isoliert.
6. ,,	Die beiden Weibchen schlüpfen aus, das Männchen bleibt im Kokon, die beiden Weibchen werden isoliert.
16. ,,	Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben.
18. ,,	Weibchen K setzt seinen ersten Kokon ab:
	1. Kokon: 1 ♂ + 3 ♀♀
20. ,,	2. ,, 2 ♂♂ + 3 ♀♀
23. ,,	3. ,, 1 ♂ + 3 ♀♀
25. ,,	4. ,, 1 ♂ + 3 ♀♀
2. Juni.	5. ,, 2 ♂♂ + 4 ♀♀
4. ,,	6. ,, 1 ♀
6. ,,	7. ,, 1 ♂ + 4 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
15. ,,	8. ,, 3 ♂♂ + 3 ♀♀
4. Juli.	9. ,, 2 ♂♂ + 2 ♀♀
6. ,,	10. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀, außerdem 1 Männchenei ohne Gallerthülle.
9. ,,	11. ,, 2 ♂♂ + 2 ♀♀
14. ,,	12. ,, 3 ♂♂ + 4 ♀♀
18. ,,	13. ,, 2 ♂♂ + 2 ♀♀
20. ,,	14. ,, 3 ♂♂ + 2 ♀♀
23. ,,	Weibchen abgestorben.

Weibchen K lebte 79 Tage, am 12. Tage nach dem Ausschlüpfen setzte es seinen ersten Kokon ab, im ganzen erzeugte es innerhalb von 64 Tagen 14 Kokons mit 24 Männchen- und 38 Weibcheneiern, außerdem 1 Männchen- und 1 Weibchenei ohne Kokon, Geschlechtsverhältnis:

♂ : ♀ = 1 : 1,56.

Kokongröße: 4,43 Eier (1,71 Männchen- und 2,72 Weibcheneier). Bei Weibchen K war im Gegensatz zu den vorhergehenden Weibchen die relative Zahl der Weibcheneier etwas geringer als in der Massen-Stammkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀).

Um besser einen Vergleich zu ermöglichen, seien die an den beiden bzw. drei Rassen erzielten Resultate im folgenden nochmals tabellarisch zusammengestellt.

Münchener Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
I. Massenkulturen.		
100 Kokons	♂ : ♀ = 1 : 1,17	0,95 ♂ + 1,11 ♀♀ = 2,06 Eier
dto.	♂ : ♀ = 1 : 1,09	0,98 ♂ + 1,07 ♀♀ = 2,05 „
dto.	♂ : ♀ = 1 : 1,3	1,03 ♂♂ + 1,34 ♀♀ = 2,37 „
Summe:	♂ : ♀ = 1 : 1,19	0,99 ♂ + 1,17 ♀♀ = 2,16 „
II. Einzelkulturen.		
Weibchen A.	♂ : ♀ = 1 : 1,7	1,87 ♂♂ + 3,19 ♀♀ = 5,06 Eier
„ B.	♂ : ♀ = 1 : 1,26	2,3 ♂♂ + 3 ♀♀ = 5,3 „
„ C.	♂ : ♀ = 1 : 1,68	1,58 ♂♂ + 2,5 ♀♀ = 4,08 „
Summe:	♂ : ♀ = 1 : 1,55	1,92 ♂♂ + 2,9 ♀♀ = 4,82 „
III. Einzelkulturen (2. Rasse).		
Weibchen D.	♂ : ♀ = 1 : 2,86	1,5 ♂♂ + 4,3 ♀♀ = 5,8 Eier
„ E.	♂ : ♀ = 1 : 3,36	1,1 ♂♂ + 3,7 ♀♀ = 4,8 „
Summe:	♂ : ♀ = 1 : 3,11	1,3 ♂♂ + 4 ♀♀ = 5,3 „

Freiburger Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
I. Massenkultur.		
100 Kokons	♂ : ♀ = 1 : 1,73	1,09 ♂♂ + 1,89 ♀♀ = 2,98 Eier
II. Einzelkulturen.		
Weibchen F.	♂ : ♀ = 1 : 2,17	1,33 ♂♂ + 2,89 ♀♀ = 4,22 Eier
„ G.	♂ : ♀ = 1 : 2	1,67 ♂♂ + 3,33 ♀♀ = 5 „
„ H.	♂ : ♀ = 1 : 1,88	2,12 ♂♂ + 3,63 ♀♀ = 5,75 „
„ I.	♂ : ♀ = 1 : 2,14	1 ♂ + 2,14 ♀♀ = 3,14 „
„ K.	♂ : ♀ = 1 : 1,56	1,71 ♂♂ + 2,72 ♀♀ = 4,43 „
Summe:	♂ : ♀ = 1 : 1,95	1,78 ♂♂ + 3,32 ♀♀ = 5,1 „

Ein Vergleich der Einzelkulturen mit den Massenkulturen der entsprechenden Rassen ergibt, daß bei beiden Rassen durch die Einzelzucht der Weibchen erstens der Prozentsatz der Weibcheneier erhöht wird und zweitens die Kokongröße zunimmt. Während die Zunahme der Kokongröße in allen Fällen zu beobachten und meist sehr beträchtlich ist, ist die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Weibchen weniger bedeutend und fehlt bei einzelnen Weibchen vollständig. Beides, Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses und Zunahme der Kokongröße, führe ich, wie schon gesagt, auf die besseren Ernährungsverhältnisse zurück, unter denen die Einzelweibchen lebten. Die Beobachtungen an Massenkulturen haben uns zu dem Ergebnis geführt, daß Geschlechtsverhältnis und Kokongröße ererbte Eigenschaften sind. Obwohl die Beobachtungen an Einzelkulturen bisher infolge der äußeren Verhältnisse nicht in dem gewünschten Umfange haben durchgeführt werden können, dürfen sie doch als eine Bestätigung dieses Resultates betrachtet werden. Das Resultat wird durch die Beobachtungen an Einzelkulturen insofern noch erweitert, als wir nunmehr sagen können, Geschlechtsverhältnis und Kokongröße werden durch — in den verschiedenen Rassen verschiedene — Erbfaktoren bedingt, doch wird die Erscheinungsform der Eigenschaften durch äußere Faktoren beeinflußt, die genotypisch gleichen Weibchen sind phänotypisch verschieden, je nachdem ob sie in Einzelkultur oder Massenkultur, d. h. unter sehr guten oder unter weniger guten Ernährungsverhältnissen, gezüchtet werden, gute Ernährungsverhältnisse verschieben Geschlechtsverhältnis und Kokongröße nach der Plusseite. Genotypisch verschiedene Weibchen verhalten sich auch unter gleich guten Ernährungsverhältnissen verschieden, d. h. die für die Massenkulturen der verschiedenen Rassen charakteristischen Unterschiede bleiben auch in den Einzelkulturen bestehen, auch in den Einzelkulturen der Freiburger Rasse ist der Prozentsatz der Weibcheneier höher (1 ♂ : 1,95 ♀♀) und die Kokongröße größer (5,1 Eier) als in den Einzelkulturen der Münchener Rasse (1 ♂ : 1,55 ♀♀ und 4,82 Eier). Die zweite Münchener Rasse, die in den Einzelkulturen isoliert wurde, und welche sich durch besonders hohen Prozentsatz an Weibcheneiern (1 ♂ : 3,11 ♀♀) und besondere Kokongröße (5,3 Eier) auszeichnete, trat in den Massenkulturen kaum in Erscheinung. Infolge der relativ geringen Zahl der Männchen blie-

ben sehr viele Weibchen dieser Rasse unbegattet — bei allen Rassen begatten in der Regel die Männchen eines Kokons die Weibchen des gleichen Kokons, also ihre Schwestern — und brachten infolgedessen keine lebensfähige Nachkommenschaft hervor. Weibchen E z. B. produzierte drei Kokons, die ausschließlich Weibcheneier enthielten, insgesamt 10. Auch wenn diese drei Kokons nicht in Einzelkultur gezüchtet worden wären, so wären die 10 aus diesen Eiern hervorgehenden Weibchen sehr wahrscheinlich unbegattet geblieben, da eben die Männchen in den Kokons fehlten. Vielleicht spielen auch noch andere Gründe bei Unterdrückung der zweiten Münchener Rasse durch die erste eine Rolle. Ein weiteres Merkmal der zweiten Münchener Rasse ist die Schnelligkeit, mit der die Weibchen ihre Kokons produzierten. Diese hohe Fortpflanzungsgeschwindigkeit geht indessen auf Kosten der Lebensdauer. Die Weibchen der zweiten Münchener Rasse alterten viel rascher als die der anderen Münchener Rasse und auch als die der Freiburger Rasse, für welch letztere umgekehrt eine langsame Fortpflanzungsgeschwindigkeit charakteristisch ist.

Hier sei noch einiges über die Lebensdauer des Dinophilus im allgemeinen gesagt. Das Dinophilus-Männchen ist, entsprechend seiner rudimentären Gesamtorganisation, sehr kurzlebig. Der Verdauungstraktur fehlt ihm, es nimmt während seines Lebens keine Nahrung zu sich, und so sind schon aus diesem Grunde seiner Lebensdauer ziemlich enge Grenzen gezogen. 8—10 Tage kann man als die durchschnittliche Lebenszeit der Dinophilus-Männchen bezeichnen. Immerhin beobachtete ich auch Männchen, die die doppelte Lebensdauer, 20 Tage, erreichten. Die Lebensdauer der Weibchen ist wesentlich länger. Sie schwankt, wie gesagt, bei den verschiedenen Rassen, doch können 2—3 Monate als mittlere Lebensdauer betrachtet werden. Während dieser Lebenszeit bringt das Weibchen etwa 10—12 Kokons hervor, deren Zusammensetzung und Größe nach den Rassen und den Ernährungsverhältnissen wechselt und auch, wie wir gesehen haben, innerhalb der Rasse individuellen Schwankungen unterworfen ist. Die Höchstzahl von Kokons, die ich bei einem Weibchen beobachten konnte, betrug 16 (Weibchen A) mit 30 Männchen- und 51 Weibcheneiern. Außerdem brachte das Weibchen noch 3 Männchen- und 11 Weibcheneier ohne Kokon hervor, erzeugte also insgesamt nicht weniger als 95 Eier. Nach Produktion dieser zahlreichen Nachkommenschaft war sein Ge-

schlechtsapparat offensichtlich erschöpft. Es lebte nach Ablage des letzten Kokons noch 13 Tage, machte aber in seinem ganzen Verhalten und in seinem Aeußeren den Eindruck, daß seine Lebensenergie aufgebraucht war. Die Bewegungen des Weibchens verlangsamten sich mehr und mehr, wurden unregelmäßig, das Wimperkleid erschien abgenutzt, schließlich stellte das Weibchen die Nahrungsaufnahme ein und verfiel dem Alterstode. Ein ähnliches Verhalten zeigten alle Weibchen nach längerer Lebensdauer.

Das wichtigste Resultat unserer bisherigen Untersuchungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß es in erster Linie innere Faktoren sind, die das Geschlechtsverhältnis bei Dinophilus bestimmen, doch kann es durch äußere Faktoren, wie die Ernährung modifiziert werden. Immerhin ist die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nur gering. In weitgehendem Maße macht v. Malsen (1906) äußere Faktoren für die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus verantwortlich. In den Normalkulturen bei Zimmertemperatur (19 ° C) fand er ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂ : 2,4 ♀♀. In der Kälte (13 ° C) nimmt nach seinen Beobachtungen die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu: 1 ♂ : 3,5 ♀♀. Umgekehrt soll in der Wärme (26 ° C) die Zahl der männlichen Geburten steigen: 1 ♂ : 1,7 ♀♀. Das wäre eine wesentlich stärkere Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses, als sie in meinen Kulturen durch die verschiedene Ernährung erfolgte. Ehe wir indessen in eine Kritik der Experimente v. Malsens eintreten, wollen wir eine Darstellung unserer eigenen Temperaturexperimente geben.

10. Das Geschlechtsverhältnis in den Kältekulturen.

Die Kältekulturen bieten keine besonderen Schwierigkeiten. Von der Temperatur abgesehen befanden sich die Weibchen in den Kältekulturen unter ganz den gleichen Bedingungen wie in den Normalkulturen. Die meisten Kältekulturen wurden als Einzelkulturen geführt. Jedes Weibchen kam mit einer geringen Menge Wasser in eine Boveri-Schale (siehe Seite 28), dazu wurde ein Stückchen Muschelfleisch gegeben, das Weibchen hatte immer Ueberfluß an Nahrung. Die Schalen wurden in großen Glasaquarien untergebracht, die ständig von fließendem Wasser umspült wurden. Auf diese Weise konnte die Temperatur in den Kältekulturen dauernd auf 9—11 ° C gehalten werden, nur in den heißen Sommermonaten

stieg sie in den Mittagsstunden um 1—2 °. Die Beleuchtungsverhältnisse waren bei den Kältekulturen ähnlich wie bei den Normalkulturen. die Kulturen befanden sich im Halbdunkel.

Weibchen L.

22. Januar.		Junges Weibchen aus der Freiburger Massenkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird isoliert und zunächst in 15 °, dann (nach einigen Tagen) in 9 ° C gebracht.
4. Februar.	1. Kokon:	1 ♂ + 2 ♀♀
9. ,,	2. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀
12. ,,	3. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀
16 ,,	4. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀
20. ,,	5. ,,	3 ♂♂ + 3 ♀♀
24. ,,	6. ,,	1 ♂ + 3 ♀♀
1. März.	7. ,,	2 ♂♂ + 4 ♀♀
3. ,,	8. ,,	1 ♂ + 4 ♀♀
8. ,,	9. ,,	2 ♂♂ + 5 ♀♀
11. ,,	10. ,,	3 ♀♀
20 ,,	11. ,,	1 ♂ + 1 ♀
26. ,,	Weibchen abgestorben.	

Das Weibchen wurde 64 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 45 Tagen 11 Kokons mit 16 Männchen- und 32 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 2.

Kokongröße: 4,36 Eier (1,45 Männchen- und 2,91 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens L ist ganz das gleiche wie das der Eier des Weibchens G, welches derselben Rasse angehörte und ungefähr zur gleichen Zeit und unter den gleichen Bedingungen (von der Temperatur natürlich abgesehen) gezüchtet wurde. Die Temperatur übte nicht den geringsten Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis aus. Was die Kokongröße anbetrifft, so ist diese zwar bei Weibchen L etwas geringer als bei den in Zimmertemperatur gehaltenen Einzelweibchen der Freiburger Rasse (5,1 Eier), aber sie ist doch wie in allen Einzelkulturen beträchtlich größer als in den Massenkulturen (2,98 Eier). Nach v. Malsen soll sowohl in Kälte- wie in Wärmekulturen die Kokongröße abnehmen, und zwar in letzteren stärker als in ersteren (Zimmerkultur: 5,6, Kältekultur: 4,2, Wärmekultur: 3,6 Eier pro Gelege).

Weibchen M.

14. Januar. Junges Weibchen wird einer bereits längere Zeit in der Kälte (9 ° C) befindlichen Kultur entnommen, die aus der Freiburger Massenkultur herrührte, und isoliert (9 ° C).

15. Februar.	1. Kokon:	2 ♂♂ + 7 ♀♀
20. ,,	2. ,,	3 ♂♂ + 6 ♀♀
21. ,,	3. ,,	2 ♂♂ + 6 ♀♀
22. ,,	4. ,,	1 ♀
23. ,,	5. ,,	2 ♂♂ + 7 ♀♀
24. ,,	6. ,,	1 ♂ + 1 ♀
26. ,,	7. ,,	1 ♂ + 4 ♀♀
5. März.	8. ,,	8 ♂♂ + 7 ♀♀
8. ,,	9. ,,	4 ♂♂ + 5 ♀♀
11. ,,	Weibchen abgestorben.	

Das Weibchen wurde 57 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 22 Tagen 9 Kokons mit 23 Männchen- und 44 Weibcheneiern.
Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,91.
Kokongröße: 7,44 Eier (2,55 Männchen- und 4,89 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis der Eier des Weibchens M ist ganz ähnlich dem der Eier des vorhergehenden Weibchens, von einem Einfluß der Temperatur ist auch hier nichts zu bemerken. Die Kokongröße ist bei diesem Weibchen ganz auffallend groß, weder in den Normal- noch in den Wärmekulturen wurde jemals ein Weibchen mit auch nur annähernder Kokongröße beobachtet. Auch in dieser Hinsicht kann ich also die Angaben v. Malsens nicht bestätigen. Im Vergleich mit Weibchen L fällt weiterhin die große Produktivität und die rasche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Weibchens M auf. Dieses brachte in 22 Tagen 67 Eier, jenes in 45 Tagen 48 Eier hervor.

Weibchen N.

23. Mai. Der 3. Kokon des Weibchens A der Münchener Rasse, enthaltend 1 Männchenei und 2 Weibcheneier, wird isoliert und in 11 ° C gebracht.

7. Juni. Das eine Weibchen ist ausgeschlüpft, das andere ist aus unbekannten Gründen kurz vor dem Ausschlüpfen abgestorben, das Männchen bleibt im Kokon.

12. Juni.	Das Männchen ist innerhalb des Kokons abgestorben.	
3. Juli.	1. Kokon:	2 ♀♀
5. ,,	2. ,,	1 ♂ + 2 ♀♀
6. ,,	3. ,,	2 ♂♂ + 2 ♀♀
14. ,,	4. ,,	2 ♂♂ + 4 ♀♀, außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
16. ,,	5. ,,	3 ♂♂ + 4 ♀♀
17. ,,	6. ,,	1 ♂ + 1 ♀
18. ,,	7. ,,	1 ♂ + 1 ♀ außerdem 1 Weibchenei ohne Gallerthülle.
27. ,,	3 Weibcheneier ohne Gallerthülle.	
31. ,,	4 Weibcheneier ohne Gallerthülle.	
1. August.	Infolge Kriegsausbruches muß die Kultur aufgegeben werden.	

Weibchen N brauchte in einer Temperatur von 11° C 15 Tage zur Entwicklung. Es wurde nach dem Ausschlüpfen 54 Tage beobachtet. Am 26. Tage nach dem Ausschlüpfen setzte es seinen ersten Kokon ab, der nur Weibcheneier (2) enthielt. Im ganzen erzeugte es 7 Kokons mit 10 Männchen- und 16 Weibcheneiern. Außerdem wurden noch 9 Weibcheneier ohne Kokon beobachtet. Wahrscheinlich wurden gleichzeitig mit diesen losen Weibcheneiern auch Männcheneier abgesetzt, die aber der Beobachtung entgangen sind. Bei Berechnung des Geschlechtsverhältnisses bleiben deshalb die freien Weibcheneier unberücksichtigt.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,6.
Kokongröße: 3,71 Eier (1,43 Männchen- und 2,28 Weibcheneier).

Auch hier entspricht das Geschlechtsverhältnis der Eier dem Geschlechtsverhältnis in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (1 ♂ : 1,55 ♀♀), ein Einfluß der Temperatur fehlt gänzlich. Die Kokongröße ist wieder etwas geringer als in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (4,82 Eier).

Weibchen O und P.

Zwei Schwestern des Weibchens N, die dem am 21. Mai abgelegten 2. Kokon des Weibchens A, enthaltend 1 Männchenei und

5 Weibcheneier, entstammten, sich ebenfalls in 11 ° C entwickelten und am gleichen Tage ausschlüpften wie Weibchen N (7. Juni; sie brauchten also 17 Tage zur Entwicklung), blieben sehr wahrscheinlich unbegattet, ihr Verhalten entsprach ganz dem unbegattet gebliebener Weibchen. Erst am 54. Tage nach dem Ausschlüpfen, am 31. Juli, setzten die beiden Weibchen ihre ersten Kokons ab. Der Kokon des Weibchens O enthielt 5 Männchen- und 8 Weibcheneier, der Kokon des Weibchens P 7 Männchen- und 13 Weibcheneier, beide auffallend große Kokons. Leider machte der am 1. August ausbrechende Krieg den Beobachtungen ein Ende. Für die Eier des Weibchens O wäre das Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,6, für die des Weibchens P: ♂ : ♀ = 1 : 1,86. Da es sich indessen in beiden Fällen nur um *einen* Kokon handelt, läßt sich dieses Resultat kaum verwerten.

Meine sonstigen Beobachtungen über das Verhalten der Weibchen in der Kälte stimmen mit denen v. *Malsens* überein. Die allgemeine Lebensenergie der Tiere wird stark herabgesetzt. Die natürliche Lebhaftigkeit der Weibchen sinkt, sie werden viel langsamer, träger in ihren Bewegungen. Die Entwicklung wird verzögert, die ausgeschlüpften Weibchen wachsen langsamer, sie werden später geschlechtsreif und pflanzen sich weniger rasch fort als in höheren Temperaturen. *Auf die Geschlechtsbestimmung aber ist die Kälte ohne jeden Einfluß.* Die folgende Tabelle gibt nochmals einen Ueberblick über die Kältekulturen, die Resultate der Normalkulturen sind zum Vergleich beigefügt.

Münchener Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
A. Kulturen bei Zimmertemperatur (18° C).		
I. Massenkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,19	0,99 ♂ + 1,17 ♀♀ = 2,16 Eier
II. Einzelkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,55	1,92 ♂♂ + 2,9 ♀♀ = 4,82 „
B. Kältekulturen (10 ° C).		
Einzelkulturen.		
Weibchen N.	♂ : ♀ = 1 : 1,6	1,43 ♂♂ + 2,28 ♀♀ = 3,71 Eier
„ O.	♂ : ♀ = 1 : 1,6	—
„ P.	♂ : ♀ = 1 : 1,86	—

Freiburger Rasse.

	Geschlechtsverhältnis	Durchschnittliche Kokongröße
A. Kulturen bei Zimmertemperatur (18° C).		
I. Massenkultur	♂ : ♀ = 1 : 1,73	1,09 ♂♂ + 1,89 ♀♀ = 2,98 Eier
II. Einzelkulturen	♂ : ♀ = 1 : 1,95	1,78 ♂♂ + 3,32 ♀♀ = 5,1 „
B. Kältekulturen (10° C).		
Einzelkulturen.		
Weibchen L.	♂ : ♀ = 1 : 2	1,45 ♂♂ + 2,91 ♀♀ = 4,36 Eier
„ M.	♂ : ♀ = 1 : 1,91	2,55 ♂♂ + 4,89 ♀♀ = 7,44 „

11. Das Geschlechtsverhältnis in den Wärmekulturen.

Dinophilus in höheren Temperaturen zu züchten, bereitet manche Schwierigkeiten. Insbesondere ist es fast unmöglich, Weibchen längere Zeit bei hoher Temperatur in Einzelkultur zu halten. Auch v. Malsen gibt an, daß seine Wärmekulturen stets von kurzer Dauer waren. „In den Uhrschälchen starben die Tiere in der Regel schon nach drei bis vier Tagen. Nur in größeren Gefäßen gelang es mir, zwei Kulturen längere Zeit zu erhalten." Die eine der beiden Kulturen — es handelt sich um Massenkulturen — lebte 22, die andere 24 Tage. Ein Uebelstand, gegen den sich kaum mit Erfolg ankämpfen läßt, ist das Ueberhandnehmen von Bakterien und Pilzen in den Wärmekulturen. Mit dem Futter für die Weibchen, dem faulenden Muschelfleisch, schafft man gleichzeitig den Bakterien und Pilzen den besten Nährboden, und schon nach wenigen Tagen überwuchern diese in der Regel alles, und wenn nicht die Weibchen selbst so fallen ihnen doch meistens deren Kokons zum Opfer, die vollständig verpilzen. Man kann das Ueberhandnehmen der Pilze dadurch eindämmen, daß man Kulturgefäße und Wasser möglichst oft wechselt, aber bei der Schnelligkeit, mit der sich die Pilze in der Wärme vermehren, läßt sich das Uebel auch so nicht vollständig beseitigen. In Einzelkulturen, d. h. bei Verwendung von Schalen mit nur ganz wenig Wasser, kommt als weiterer Uebelstand hinzu, daß sich die Konzentration des Wassers durch Verdunsten rasch ändert. Aber selbst wenn es gelingt, alle diese schädigenden äußeren Einflüsse von den Weibchen fern zu halten, so ist das Gelingen der Experimente doch dadurch sehr in Frage gestellt, daß die Weibchen selbst in der hohen Temperatur nicht nur viel empfindlicher gegen Schädigungen von außen werden,

sondern häufig auch aus inneren Ursachen pathologisch werden und absterben. Die hohe Temperatur äußert sich zunächst darin, daß die Lebhaftigkeit der Tiere stark zunimmt, sie schwimmen unruhig und unstet umher. Ihre Entwicklung geht viel rascher vor sich, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit steigt. Die hohe Temperatur hat indessen nicht nur diese einfache Beschleunigung der sämtlichen Lebensfunktionen der Tiere zur Folge, sie wirkt sehr bald schädigend auf den Organismus ein. „Eine äußerst auffallende Folgeerscheinung der Wärme", schreibt v. Malsen, „war das häufige Vorkommen von Weibchen, deren ganzer Leib vom After bis zum Schlund so sehr mit Eiern angefüllt war, daß der Kopf des Tieres nur mehr als ganz kleines Pünktchen gegenüber dem ungeheuer angeschwollenen Leibe erschien, der Darm aber bis zur Unsichtbarkeit zusammengepreßt war. Diese Tiere reagierten zwar noch durch schwache Regungen auf Berührungen mit der Präpariernadel, waren im übrigen aber unfähig, sich zu bewegen und gingen bald ein." Ich selbst machte ganz die gleiche Beobachtung. Es ist kaum möglich, ein Weibchen in der Wärme so lange lebensfähig zu halten, bis es eines natürlichen Alterstodes stirbt. Ich hoffe indessen, wenn mir eine Fortführung meiner experimentellen Untersuchungen möglich ist, auch die Resultate der Wärmeexperimente noch auf eine breitere Basis stellen zu können, als ich es bisher konnte. Ich begnüge mich hier mit der Mitteilung der Resultate zweier Wärmekulturen.

Es sei noch bemerkt, daß die Wärmekulturen im Thermostaten, ebenso wie die v. Malsens, bei durchschnittlich 25 ° C geführt wurden. Von den Normal- und den Kältekulturen unterschieden sich die Wärmekulturen noch insofern, als sie im Dunkeln (die andern im Halbdunkel) gehalten wurden. Auf die Fortpflanzung der Tiere haben indessen die verschiedenen Beleuchtungsverhältnisse, wie eigens angestellte Experimente ergaben, keinen Einfluß, bei Zimmertemperatur verhielten sich die Weibchen in völliger Dunkelheit ebenso normal wie im Halbdunkel.

Weibchen R.

5. März. Junges Weibchen aus der Freiburger Massenkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird isoliert und zunächst in 19 °, dann (nach einigen Tagen) in 21 ° und schließlich in 25 ° C gebracht.

10. März.	1. Kokon:	1 ♂ + 2 ♀♀
12. „	2. „	3 ♂♂ + 2 ♀♀
13. „	3. „	3 ♂♂ + 2 ♀♀
14. „	4. „	1 ♂ + 4 ♀♀
16. „	5. „	1 ♂ + 2 ♀♀
17. „	Weibchen abgestorben.	

Weibchen R wurde 13 Tage beobachtet und erzeugte innerhalb von 7 Tagen 5 Kokons mit 9 Männchen- und 12 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,33.
Kokongröße: 4,2 Eier (1,8 Männchen- und 2,4 Weibcheneier).

Das Weibchen gehörte zur Freiburger Rasse, deren Geschlechtsverhältnis in den Einzelkulturen war: 1 ♂ : 1,95 ♀♀ und in den Massenkulturen: 1 ♂ : 1,73 ♀♀. Hier wäre also in der Wärme in der Tat eine, wenn auch nur schwache, Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männcheneier eingetreten. Die Verschiebung ist indessen nur eine s c h e i n b a r e. Wäre das Weibchen nicht nach Ablage seines 5. Kokons den schädigenden Einflüssen der hohen Temperatur zum Opfer gefallen, so wäre das Geschlechtsverhältnis wahrscheinlich ein ganz ähnliches gewesen wie in den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur und in der Kälte. Die e r s t e n Kokons eines in hoher Temperatur gezüchteten Weibchens enthalten nämlich häufig eine größere Zahl von Männcheneiern als gewöhnlich. Die Wärme läßt anscheinend die Männcheneier im jungen Weibchen rascher zur Reife kommen als die Weibcheneier. Später gleicht sich dann aber das Geschlechtsverhältnis wieder aus, d. h. die späteren Kokons enthalten eine verhältnismäßig größere Zahl von Weibcheneiern. Die folgende Wärmekultur illustriert dies.

Um das frühzeitige Absterben der Weibchen nach Möglichkeit zu vermeiden, wurden mehrere Weibchen (12) in eines der auf Seite 27 beschriebenen 8 cm hohen rechteckigen Gläser gebracht, dieses mit Wasser ganz gefüllt und die Oeffnung durch eine Glasplatte vermittels Vaselines dicht verschlossen. Das Geschlechtsverhältnis wurde dann in der Weise festgestellt, daß das Glas unter das Mikroskop gelegt und die an den Wänden befestigten Kokons durchmustert wurden. Es ist dies die Kulturmethode, die v. M a l s e n bei seinen Experimenten anwandte. Ich selbst machte nur ganz selten davon Gebrauch, denn eine wirklich exakte Feststellung

des Geschlechtsverhältnisses ist auf diese Weise nicht möglich; man übersieht sehr leicht Männcheneier.

10. Juni. 12 geschlechtsreife Weibchen werden der Freiburger Massenkultur entnommen und in den Thermostaten in 23°, später 25° C gebracht.

15. „ Die Weibchen haben eine größere Anzahl Kokons abgesetzt, Geschlechtsverhältnis wie in der Massenkultur bei Zimmertemperatur (1 ♂ : 1,73 ♀♀). Die Weibchen werden aus der Kultur entfernt.

17. „ Zahlreiche junge Weibchen sind ausgeschlüpft, sie haben höchstens 7 Tage zu ihrer Entwicklung gebraucht.

23. „ Die jungen Weibchen haben zahlreiche Kokons abgesetzt. 61 Kokons enthalten 162 Eier, und zwar:

24 Kokons:	1 ♂ + 2 ♀♀	=	24 ♂♂ + 48 ♀♀
19 „	1 ♂ + 1 ♀	=	19 ♂♂ + 19 ♀♀
6 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	6 ♂♂ + 18 ♀♀
6 „	1 ♀	=	6 ♀♀
2 „	3 ♀♀		6 ♀♀
1 „	1 ♂ + 4 ♀♀	=	1 ♂ + 4 ♀♀
1 „	3 ♂♂ + 3 ♀♀	=	3 ♂♂ + 3 ♀♀
1 „	2 ♂♂ + 1 ♀	=	2 ♂♂ + 1 ♀
1 „	2 ♀♀	=	2 ♀♀
61 Kokons	. . . .	=	55 ♂♂ + 107 ♀♀

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,95.
Kokongröße: 2,65 Eier (0,9 Männchen- und 1,75 Weibcheneier).

30. „ 15 weitere Kokons enthalten 32 Eier, und zwar:

5 Kokons:	1 ♀	=	5 ♀♀
4 „	1 ♂ + 1 ♀	=	4 ♂♂ + 4 ♀♀
3 „	1 ♂ + 2 ♀♀	=	3 ♂♂ + 6 ♀♀
2 „	1 ♂ + 3 ♀♀	=	2 ♂♂ + 6 ♀♀
1 „	2 ♀♀	=	2 ♀♀
15 Kokons	. . . . . .	=	9 ♂♂ + 23 ♀♀.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 2,56.
Kokongröße: 2,13 Eier (0,6 Männchen- und 1,53 Weibcheneier).

Die in den ersten 7 Tagen nach dem Ausschlüpfen der jungen Weibchen abgesetzten Kokons wiesen somit wesentlich mehr Männcheneier auf als die in der nächsten Woche erzeugten. Betrachtet man die in den 14 Tagen abgesetzten Kokons in ihrer Gesamtheit, so ergibt sich ein Geschlechtsverhältnis von:

$$♂ : ♀ = 1 : 2{,}03.$$

Dieses Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der Eier des der gleichen Rasse angehörenden, in Zimmertemperatur gezüchteten Weibchens G und des in der Kälte gezüchteten Weibchens L (1 ♂ : 2 ♀♀). Eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses hat also in der Wärme ebensowenig stattgefunden wie in der Kälte. v. Malsen gibt an, daß in der Kälte die Zahl der männlichen Geburten steigt. Wenn wir das Geschlechtsverhältnis in dieser Wärmekultur mit dem der Freiburger Massenkultur (1 ♂ : 1,73 ♀♀) oder dem der gesamten Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (1 ♂ : 1,95 ♀♀) vergleichen, so ließe sich eher noch ein Steigen der Zahl der weiblichen Geburten daraus entnehmen. Da indessen die bei dieser Kultur ausnahmsweise angewandte Methode zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses leicht zu einer etwas geringeren Zahl von Männcheneiern führt, als in Wirklichkeit vorhanden sind, ist auf diese geringe Differenz kein Wert zu legen.

Die durchschnittliche Kokongröße sämtlicher Kokons der Wärmekultur beträgt 2, 55 Eier (0,84 Männchen- und 1,71 Weibcheneier). Das bedeutet allerdings ein Sinken der Kokongröße gegenüber der Massenkultur (2, 98 Eier) und erst recht gegenüber den Einzelkulturen bei Zimmertemperatur (5,1 Eier). Es ist aber dieses Sinken der Kokongröße wohl weniger auf Rechnung der erhöhten Temperatur als vielmehr auf die in dieser Wärmekultur ebenso wie in der Massenkultur schlechteren Ernährungsverhältnisse zu setzen. Daß unter günstigen Ernährungsverhältnissen auch bei hoher Temperatur große Kokons erzeugt werden, zeigt ja Weibchen R, dessen Kokons durchschnittlich 4,2 Eier enthielten.

Wie sind nun aber die hiervon gänzlich abweichenden Resultate v. Malsens zu erklären? Man könnte zunächst daran denken, daß v. Malsens Rasse, die, nach Geschlechtsverhältnis und Kokongröße in den Normalkulturen zu urteilen, vielleicht mit meiner zweiten Münchener Rasse identisch sein könnte, äußeren Bedingungen gegenüber stärker reagierte als die anderen Rassen.

Die Möglichkeit, hierdurch die Unterschiede in unseren Ergebnissen zu erklären, muß zugegeben werden. Für wahrscheinlich halte ich indessen diese Annahme nicht. Ich habe bereits im ersten Kapitel (Seite 27 f.) ausgeführt, daß die Art und Weise der Kulturführung und die Methode, die v. Malsen zur Feststellung des Geschlechtsverhältnisses anwandte, gänzlich ungenügend sind. Auch im übrigen läßt sich gegen die Experimente mancher Einwand erheben. So will v. Malsen mit Tabelle 4 die Zunahme der relativen Zahl der weiblichen Geburten mit dem Sinken der Temperatur beweisen. Die Zuverlässigkeit der Methoden vorausgesetzt würde aber die Tabelle beim Sinken der Temperatur von 18° auf 12,5° allerdings eine außerordentlich starke Zunahme der Weibcheneier innerhalb von 3 Wochen (7. September: 1 ♂: 2 ♀♀, 28. September: 1 ♂: 4,3 ♀♀), dann indessen, bei weiterem Sinken der Temperatur auf 9°, innerhalb von 12 Tagen wieder eine starke Abnahme der Weibcheneier (10. Oktober: 1 ♂: 3,4 ♀♀) demonstrieren. In der einen Wärmekultur (Tabelle 5) fand v. Malsen ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂: 1,3 ♀♀, in der anderen (Tabelle 6) von 1 ♂: 2,1 ♀♀. Wenn man die beiden Kulturen zusammennimmt, wie es v. Malsen (Tabelle 7) tut, erhält man ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♂: 1,7 ♀♀, und das bedeutet allerdings den Normalkulturen gegenüber (1 ♂: 2,4 ♀♀) eine Verschiebung zugunsten der Männchen. In Wirklichkeit aber ist, wieder die Zuverlässigkeit der Methoden vorausgesetzt, die Verschiebung nur in der einen Wärmekultur eingetreten; 2,1 Weibchen auf 1 Männchen statt 2,4 Weibchen kann kaum als Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bezeichnet werden.

Uebrigens schränkt v. Malsen seine Resultate selbst insofern ein, als er sagt: „Der Einfluß der Temperatur auf Geschlechtsverhältnis und Geschlechtstätigkeit ist am bedeutendsten während der ersten drei bis vier Tage ihrer Einwirkung. Im Laufe länger dauernder Kulturen scheint der Organismus allmählich wieder ins Gleichgewicht zu kommen." Das stimmt ganz mit meinen Beobachtungen überein. Falls sich überhaupt ein Einfluß der Temperatur zeigt, ist dieser nur vorübergehend und Folge einer verschiedenen Beeinflussung der Männchen- und Weibcheneier. Daß sich auch in den „am längsten dauernden Kulturen immer noch ein merkbarer Unterschied gegen normale Verhältnisse" zeigt, wie v. Malsen angibt, widerspricht meinen Erfahrungen.

Nach v. Malsens weiteren Darlegungen beeinflußt aber die

Temperatur überhaupt gar nicht direkt das Geschlecht, sondern es ist nach seiner Ansicht die in den verschiedenen Temperaturen verschiedene Ernährung, die als geschlechtsbestimmender Faktor wirkt. In der Wärme steigert sich die Geschlechtstätigkeit der Weibchen. Die Umwandlung der gefressenen Nahrung in Nährsaft wird zwar in der Wärme ebenfalls beschleunigt, aber, so schließt v. Malsen, nicht in demselben Grade, und so können den sich rapide vermehrenden Ovogonien nicht so viele Nährstoffe zugeführt werden, wie sie zu ihrem Heranwachsen brauchen. Die Ovogonien werden daher „nicht alle schnell genug die Verschmelzungsgröße erreichen können. Es wird immer nur eine kleine Anzahl zu gleicher Zeit zur Verschmelzung bereit sein. Es treten deshalb häufiger als sonst nur wenige Ovogonien zu einer Ovocyte zusammen und wir erhalten öfter als normal ein kleines männliches Ei, anstatt eines großen, dotterreichen weiblichen Eies.“ Umgekehrt soll es in der Kälte sein. „Infolge der allgemein herabgeminderten Geschlechtstätigkeit geht die Teilung der Primordialzellen langsamer vor sich, es treten nur verhältnismäßig wenig Eikeime in das Ovarium über. Für ihr Heranwachsen ist reichlich Nahrung vorhanden. Da auch die Eiablage nur mit großen Pausen vonstatten geht, haben viele Ovogonien Zeit, zu einer Ovocyte zu verschmelzen. Es werden also vorzugsweise große weibliche Eier gebildet.“

Um die Richtigkeit seiner Schlüsse zu erweisen, führt v. Malsen dann noch die Ergebnisse zweier Hungerkulturen an. Denn wenn es die verschiedenen Ernährungsverhältnisse sind, die in den verschiedenen Temperaturen das Geschlecht bestimmen, so müssen bei gleicher Temperatur und verschiedener Ernährung ähnliche Resultate sich erzielen lassen wie mit den verschiedenen Temperaturen bei gleicher Ernährung. v. Malsen kam in der Tat zu diesem Ergebnis. Hunger bei normaler Temperatur wirkte ebenso wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung, d. h. bei normaler Temperatur hungernde Weibchen erzeugten verhältnismäßig wenig Weibchen (1 ♂: 1,7 ♀♀). Und Hunger bei niederer Temperatur wirkte ebenso wie normale Temperatur bei normaler Ernährung, Hunger paralysiert die Kältewirkung, d. h. in der Kälte hungernde Weibchen erzeugten nicht mehr Weibchen als normal (1 ♂: 2,5 ♀♀). v. Malsen kommt infolgedessen zu dem Endergebnis: „Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie ab von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovo-

cyten im mütterlichen Leibe. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äußere Temperatur beeinflußt werden.“

Nun habe ich selbst ja auch die Ernährung als einen Faktor erkannt, der modifizierend auf das Geschlechtsverhältnis des Dinophilus einwirken kann. Die Nahrungsaufnahme hat aber nach meinen Untersuchungen bei weitem nicht die Bedeutung, die v. Malsen ihr zuschreibt, und überdies geht nach meiner Ansicht die Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses ganz anders vor sich, als v. Malsen es sich vorstellt. Seine Erklärung kann schon deshalb nicht richtig sein, weil die von ihm gemachten Voraussetzungen betreffend die Eibildung nicht zutreffend sind. Wie ich selbst mir die Wirkung äußerer Faktoren auf das Geschlechtsverhältnis der Eier bei Dinophilus vorstelle, darüber Weiteres im allgemeinen Teil.

12. Das Verhalten unbegattet gebliebener Weibchen.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir wiederholt von Weibchen gesprochen, die sehr wahrscheinlich unbegattet geblieben sind, trotzdem aber Männchen- und Weibcheneier hervorbrachten (Weibchen H, O und P). Um sicher unbegattete Weibchen zu bekommen und deren weiteres Verhalten studieren zu können, wurden Kokons, die ausschließlich Weibcheneier enthielten, isoliert und aus diesen Eiern Weibchen gezüchtet. Ich lasse die Lebensgeschichte einiger dieser Weibchen folgen.

Weibchen S.

4. Mai.	Aus Münchener Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird Kokon mit nur einem Weibchenei isoliert.
11. ,,	Das Weibchen schlüpft aus.
25. ,,	1. Kokon: 2 ♂♂ + 1 ♀
26. ,,	2. ,, 2 ♀♀
7. Juni.	3. ,, 1 ♀
10. ,,	4. ,, 1 ♂ + 1 ♀
30. ,,	5. ,, 2 ♂♂ + 2 ♀♀
3. Juli.	Weibchen abgestorben.

14 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen S seinen ersten Kokon ab, innerhalb von 37 Tagen erzeugte es 5 Kokons mit 5 Männchen- und 7 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,4.
Kokongröße: 2,4 Eier (1 Männchenei und 1,4 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂ : 1,55 ♀♀), die Kokongröße ist wesentlich geringer (in den übrigen Einzelkulturen: 4,82 Eier), doch ist sie größer als in den Massenkulturen (2,16 Eier). Alle aus den Eiern des Weibchens S hervorgehenden Embryonen starben im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen T.

13. Juni.	Aus einer Massenkultur der Freiburger Rasse (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird ein Kokon isoliert, der nur ein Weibchenei (bzw. Embryo) enthält.
20. „	Das Weibchen schlüpft aus.
3. Juli.	1. Kokon: 3 ♀♀
16. „	2. „ 3 ♂♂ + 7 ♀♀
18. „	3. „ 2 ♂♂ + 4 ♀♀
19. „	4. „ 2 ♀♀
20. „	5. „ 1 ♀
21. „	6. „ 1 ♂ + 3 ♀♀
23. „	7. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀
25. „	8. „ 3 ♀♀
27. „	9. „ 8 ♂♂ + 6 ♀♀
29. „	10. „ 3 ♂♂ + 3 ♀♀
31. „	11. „ 5 ♀♀
1. August.	Die Kultur muß wegen Kriegsausbruches aufgegeben werden.

13 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen T seinen ersten Kokon ab; innerhalb von 29 Tagen erzeugte es 11 Kokons mit 20 Männchen- und 40 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 2.
Kokongröße: 5,46 Eier (1,82 Männchen- und 3,64 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂ : 1,95 ♀♀), ebenso die Kokongröße (in den übrigen Einzelkulturen: 5,1 Eier). Alle aus den Eiern des

Weibchens T hervorgehenden Embryonen starben im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen U.

13. Juni.	Aus einer Massenkultur der Freiburger Rasse (1 ♂ : 1,73 ♀♀) wird ein Kokon isoliert, der nur ein Weibchenei (bzw. Embryo) enthält.
21. ,,	Das Weibchen schlüpft aus.
6. Juli.	1. Kokon: 2 ♀♀
8. ,,	2. ,, 2 ♀♀
12. ,,	3. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀
15. ,,	4. ,, 2 ♀♀
17. ,,	5. ,, 1 ♂ + 1 ♀
19. ,,	6. ,, 1 ♂ + 2 ♀♀
20. ,,	7. ,, 3 ♀♀
24. ,,	8. ,, 3 ♂♂ + 2 ♀♀
29. ,,	9. ,, 4 ♂♂ + 3 ♀♀
31. ,,	10. ,, 1 ♂ + 1 ♀
1. August.	Die Kultur muß wegen Kriegsausbruches aufgegeben werden.

15 Tage nach dem Ausschlüpfen setzte Weibchen U seinen ersten Kokon ab, innerhalb von 26 Tagen erzeugte es 10 Kokons mit 11 Männchen- und 20 Weibcheneiern.

Geschlechtsverhältnis: ♂ : ♀ = 1 : 1,82.
Kokongröße: 3,1 Eier (1,1 Männchen- und 2 Weibcheneier).

Das Geschlechtsverhältnis entspricht wieder ungefähr dem der übrigen Einzelkulturen dieser Rasse (1 ♂ : 1,95 ♀♀), die Kokongröße ist geringer (in den übrigen Einzelkulturen: 5,1 Eier), doch ist sie größer als in der Massenkultur (2,98 Eier). Auch die aus den Eiern des Weibchens U hervorgehenden Embryonen starben sämtlich im Laufe der Entwicklung ab.

Weibchen V.

4. Mai.	Aus Münchener Massenkultur (1 ♂ : 1,3 ♀♀) wird Kokon mit nur einem Weibchenembryo isoliert.
5. ,,	Das Weibchen schlüpft aus.

28. Mai. Das Weibchen ist abgestorben, fast ohne gewachsen zu sein.

Weibchen V starb am 23. Tage nach dem Ausschlüpfen, ohne seine Geschlechtsreife erlangt zu haben. Das langsame Wachstum ist eine bei unbegattet gebliebenen Weibchen sehr häufig zu beobachtende Erscheinung.

Wie bei manchen anderen Tieren (siehe z. B. Klatt 1913, Nachtsheim 1915), so besteht auch bei Dinophilus die Begattung offenbar nicht lediglich in der Uebertragung von Sperma auf das Weibchen. Die Begattung übt auf das ganze Tier einen Einfluß aus. Ob dieser Einfluß von den Spermien direkt ausgeht, oder ob mit dem Sperma irgendwelche Stoffe übertragen werden, die wachstumsfördernd wirken, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls wächst, wie gesagt, das unbegattet gebliebene Weibchen in der Regel viel langsamer als das begattete und wird infolgedessen später geschlechtsreif als dieses. Zwei sehr wahrscheinlich unbegattet gebliebene Weibchen, die dem 2. Kokon des Weibchens A der Münchener Rasse mit 1 Männchenei und 5 Weibcheneiern entstammten, setzten beide erst am 54. Tage nach dem Ausschlüpfen ihre ersten Kokons ab, die beide sehr groß waren; der Kokon des einen Weibchens enthielt 7 Männchen- und 13 Weibcheneier, der des anderen 5 Männchen- und 8 Weibcheneier. Die weitere Beobachtung der beiden Weibchen machte leider der Ausbruch des Krieges unmöglich. Häufig ist es schwer, das jungfräuliche Weibchen überhaupt zur Geschlechtsreife zu bringen, es ist viel hinfälliger als das begattete und geht oft vorzeitig zugrunde. Hat das Weibchen die Geschlechtsreife erreicht, so werden Männchen- und Weibcheneier in normalen Verhältnissen abgesetzt, auf die Geschlechtsbestimmung ist die Begattung ohne Einfluß. Oefters geht indessen die Kokonbildung nicht in der normalen Weise vor sich, es werden Eier ohne Gallerthülle abgesetzt (Weibchen H), eine Erscheinung, die bei normal begatteten Weibchen bisweilen in vorgerücktem Alter zu beobachten ist.

Die unbesamt abgesetzten Eier beginnen sich fast alle parthenogenetisch zu entwickeln, schon sehr bald aber schlägt die Entwicklung anormale Bahnen ein, die früher oder später zum Absterben der Embryonen führen. Schon die Furchung ist meist pathologisch. Der Zusammenhalt der einzelnen Blastomeren erscheint gelockert, diese zeigen häufig die Tendenz auseinanderzufallen. Bereits auf

diesem Stadium gehen viele zugrunde. Bisweilen entstehen aber auch fast voll entwickelte Individuen, die indessen ebenfalls alle mehr oder weniger pathologisch sind. Ich beobachtete die sonderbarsten Monstra, so Tiere mit zwei Köpfen (vier Augen); diese Doppelbildung hat offenbar auch ihre Ursache in dem gelockerten Zusammenhalt der Teile des parthenogenetischen Embryos. Obwohl diese Individuen im Kokon rotierten, waren sie doch nicht imstande, die Kokonhülle zu durchbrechen, sie starben alle innerhalb des Kokons ab. Junge lebensfähige Weibchen erhielt ich niemals aus unbefruchteten Eiern.

In der Einleitung war bereits von den Untersuchungen de Beauchamps (1910, 1912) die Rede, der ebenfalls Dinophilus parthenogenetisch züchtete und durch seine Beobachtungen den Beweis für die Haltlosigkeit der Shearerschen Anschauungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus erbrachte. de Beauchamp erhielt jungfräuliche Weibchen dadurch, daß er in den Kokons die Männcheneier abtötete und nur die Weibcheneier sich entwickeln ließ. Seine Beobachtungen über das Verhalten der unbegatteten Weibchen stimmen im wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein, doch war de Beauchamp insofern erfolgreicher bei seinen Versuchen, als er aus unbefruchteten Weibcheneiern junge Weibchen zu züchten vermochte, die sich wieder parthenogenetisch vermehrten, und auf diese Weise konnte er mehrere parthenogenetische Generationen beobachten. Die parthenogenetische Fortpflanzung hat indessen mannigfache Mißbildungen im Gefolge, die schließlich, spätestens nach drei bis vier Generationen, zum Aussterben der parthenogenetischen Linien führen. Eine häufige Mißbildung ist nach de Beauchamp die Vermehrung der Augenzahl, eine Beobachtung, die mit meinen übereinstimmt. Die Geschlechtsorgane der parthenogenetischen Tiere kommen vielfach nicht zur Entwicklung oder degenerieren nachträglich, die Entwicklung verzögert sich und sistiert schließlich ganz.

Es scheint, daß verschiedene Rassen von Dinophilus sich hinsichtlich der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung verschieden verhalten. Seine ersten Untersuchungen (1910) führte de Beauchamp an Tieren aus, die aus dem Aquarium der Zoologischen Station in Roscoff stammten. An dieser Rasse wurden die obigen Beobachtungen gemacht. Zu seinen späteren Experi-

menten (1912) benutzte er Material aus der Zoologischen Station in Monaco. Aus den unbefruchteten Eiern dieser letzteren Rasse erhielt er nur in ein oder zwei Fällen lebensfähige Individuen. Während er auf Grund seiner ersten Beobachtungen glaubte annehmen zu sollen, die Parthenogenese spiele im Lebenszyklus des Dinophilus eine normale Rolle, sieht er sich durch seine weiteren Beobachtungen gezwungen, diese Ansicht wieder aufzugeben. Nach natürlicher Parthenogenese bei Dinophilus überhaupt zu suchen, wurde de Beauchamp wohl durch die Verwandtschaft des Dinophilus mit den Rotatorien veranlaßt. Bei den sich parthenogenetisch fortpflanzenden Rotatorien liegen aber doch ganz andere biologische Verhältnisse vor, aus denen sich die Existenz der Parthenogenese erklärt (siehe den allgemeinen Teil). Daß Dinophilus sich in der freien Natur nur zweigeschlechtlich fortpflanzt, kann heute als sicher gelten.

Allgemeiner Teil.

1. Der Modus der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus.

Hinsichtlich des Zeitpunktes, in dem das Geschlecht eines Organismus endgültig bestimmt wird, ergeben sich drei Möglichkeiten[1]. Die Geschlechtsbestimmung kann vor der Befruchtung (progam) erfolgen, sie kann mit der Befruchtung (syngam) stattfinden, und sie kann schließlich erst nach der Befruchtung (epigam oder metagam), im Laufe der Embryonalentwicklung, vor sich gehen. Der heutige Stand unserer Kenntnisse über die geschlechtsbestimmenden Ursachen erlaubt uns zu sagen, daß bei der großen Mehrzahl der Organismen das Geschlecht des jungen Tieres mit dem Moment der Befruchtung definitiv festgelegt ist, die syngame Geschlechtsbestimmung ist als der normale Geschlechtsvererbungsmodus zu betrachten. Wir wissen heute, daß bei den meisten Tieren die Keimzellen bereits eine bestimmte geschlechtliche Tendenz besitzen, und daß bei der Befruchtung das Geschlecht durch das Zusammentreffen und Zusammenwirken bestimmter Chromosomen, der Geschlechtschromosomen, festgelegt wird. Das eine

[1]) Wenigstens bei den Tieren. Bei den Pflanzen mit Generationswechsel liegen die Verhältnisse etwas komplizierter.

Geschlecht ist heterogametisch, es bildet zwei Sorten von Keimzellen, männchenbestimmende und weibchenbestimmende, während die Keimzellen des anderen Geschlechtes, des homogametischen, sämtlich die gleiche Tendenz haben. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung ist ein alternativer, er erinnert an die Rückkreuzung eines F_1-Bastardes mit dem rezessiven P_1-Individuum, d. h. an die Kreuzung eines Heterozygoten mit einem Homozygoten. Ob das männliche oder das weibliche Geschlecht das heterogametische ist, ist im Prinzip gleichgültig. Tatsächlich scheint die Heterogametie des männlichen Geschlechtes die Regel zu sein, nur für eine Gruppe ist bisher eine Heterogametie des weiblichen Geschlechtes mit Sicherheit nachgewiesen worden, für die Schmetterlinge (Seiler 1914, Doncaster 1914). Bei Heterogametie des männlichen Geschlechtes hat das Männchen in der Regel ein Minus an Chromatinsubstanz im Vergleich zum Weibchen, es hat z. B. nur ein Geschlechts- oder X-Chromosom, während für das Weibchen der Besitz von zwei X charakteristisch ist. Jedes Ei erhält dann ein X, die eine Hälfte der Spermatozoen erhält ebenfalls eines, die andere Hälfte aber keines. Treffen bei der Befruchtung zwei X zusammen, so entsteht ein Weibchen, bleibt das X des Eies ohne Partner, so geht ein Männchen aus dem Ei hervor. Bei Heterogametie des weiblichen Geschlechtes ist es umgekehrt, zwei X ergeben ein Männchen, ein X ein Weibchen [1].

Im allgemeinen pflegt man bei Existenz zweier hinsichtlich ihres Chromosomenbestandes verschiedener Sorten von Eiern, männchenbestimmender und weibchenbestimmender, von progamer Geschlechtsbestimmung zu sprechen. Haecker (1912) geht sogar noch weiter und nennt auch bei Vorhandensein zweier Sorten von Spermatozoen die Geschlechtsbestimmung progam. Diese bezeichnet er als arrheno-progame, jene als thelyo-progame Bestimmung. In Anbetracht der prinzipiellen Gleichheit der beiden Fälle erscheint es mir jedenfalls höchst unzweckmäßig, einmal von progamer, im anderen Falle von syngamer Bestimmung zu sprechen, und was die Anwendung der Bezeichnung progam oder syngam anbetrifft, so

[1] Inwieweit diese hier als grob quantitative Bestimmung vorgetragene Anschauung auch eine qualitative ist, und inwieweit sie sich mit einer mendelistischen Auffassung der Geschlechtsbestimmung in Einklang bringen läßt, lassen wir unerörtert.

hat bereits Correns (Correns-Goldschmidt 1913) darauf hingewiesen, daß die Geschlechtsbestimmung progam und syngam zugleich ist; er nennt sie diploprogam. Meines Erachtens sollte man aber die Bezeichnung progam auf die Fälle beschränken, in denen das Geschlecht bereits im wachsenden Ei oder noch früher, jedenfalls aber vor der Reifung, unabhängig vom Chromosomenbestand, festgelegt wird. Da die definitive Bestimmung des Geschlechtes des zukünftigen Tieres beim Geschlechtschromosomentypus mit der Befruchtung erfolgt, so sind wohl die Bezeichnungen arrheno-syngame Bestimmung bei männlicher Heterogametie und thelyo-syngame Bestimmung bei weiblicher Heterogametie am meisten angebracht.

Als eine Modifikation des Geschlechtschromosomentypus ist der von R. Hertwig (1912) als Hymenopterentypus bezeichnete Modus der Geschlechtsbestimmung zu betrachten, der sich bei Hymenopteren und Rotatorien — bei letzteren jedoch nicht allgemein, wie wir sehen werden — findet. Auch hier erfolgt die Geschlechtsbestimmung syngam, Befruchtung oder Nichtbefruchtung entscheidet über das Geschlecht. Die Männchen der Hymenopteren und Rotatorien entstehen aus unbefruchteten Eiern, die eine Reduktion ihrer Chromosomenzahl — der Autosomen wie der Geschlechtschromosomen — erfahren haben, sie sind infolgedessen haploide, azygote Organismen (siehe Armbruster, Nachtsheim und Roemer 1917, Hartmann 1918), die niemals heterozygot sein, also auch niemals zwei Sorten geschlechtsbestimmender Spermatozoen bilden können. Durch die Einführung der parthenogenetischen Entstehung der Hymenopteren- und Rotatorienmännchen — die eingeschlechtliche Fortpflanzung ist sicher sekundär aus der zweigeschlechtlichen entstanden — ist aus dem wahrscheinlich ursprünglich heterogametischen Männchen ein homogametisches geworden — ich habe das bereits an anderer Stelle näher ausgeführt (Nachtsheim 1913) —, die männchenbestimmenden Spermatozoen sind infolge der haploiden Parthenogenese eliminiert, alle Spermatozoen sind weibchenbestimmend. Jedes befruchtete Ei muß also beim Hymenopterentypus ein Weibchen ergeben. Außerdem entstehen Weibchen noch, wenn ein Ei sich parthenogenetisch entwickelt, aber die für das weibliche Ge-

schlecht charakteristische Chromosomengarnitur beibehält, bei diploider Parthenogenese also.

Der Geschlechtsvererbungsmodus durch Geschlechtschromosomen schließt nicht aus, daß das syngam bestimmte Geschlecht nachträglich, epigam, durch äußere Einflüsse (Parasitismus z. B.) modifiziert werden kann. In allen Fällen konstant progamer oder epigamer Geschlechtsbestimmung handelt es sich wohl um sekundäre Verhältnisse, die in biologischen Besonderheiten der betreffenden Formen ihre Ursache haben.

Als Beispiel ausgesprochen metagamer Geschlechtsbestimmung — übrigens bisher der einzige sichere Fall einer solchen — sei Bonellia genannt. Nach den schönen Untersuchungen Baltzers (1914) enthält das befruchtete Ei dieser Gephyree beide Geschlechtstendenzen, es ist ebenso zur Bildung eines Männchens wie eines Weibchens befähigt. Selbst die junge Larve ist geschlechtlich noch indifferent, und erst im Laufe der weiteren Entwicklung lassen äußere Faktoren die eine Tendenz über die andere dominant werden. Bonellia besitzt ebenso wie Dinophilus einen stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, und wie dieser Geschlechtsdimorphismus zweifellos einen sekundär erworbenen Zustand darstellt, so auch der Modus der Geschlechtsbestimmung. Die von dem gewöhnlichen Modus so stark abweichenden Verhältnisse faßt Baltzer als eine Anpassung auf. „Sie sind das Produkt der besonderen biologischen Eigentümlichkeiten der Spezies Bonellia, ihres Geschlechtsdimorphismus und, was damit zusammenhängt, des Parasitismus des Männchens. Sie sind infolgedessen auch nur für Bonellia gültig und können in keiner Weise verallgemeinert werden.“ Wie der besondere Modus der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia phylogenetisch entstanden zu denken ist, wie er insbesondere von dem normalen Modus abgeleitet werden kann, ist eine Frage, auf die einzugehen wir uns versagen wollen, zumal da die zytologischen Verhältnisse noch unerforscht sind.

Gewissermaßen das Gegenstück zu Bonellia, das andere Extrem, stellt Dinophilus mit seiner ausgesprochen progamen Geschlechtsbestimmung dar. Wir wollen versuchen, diesen Fall nunmehr auf Grund unserer Untersuchungen etwas genauer zu analysieren.

Die zytologischen Untersuchungen hatten uns im Gegensatz zu Shearer (1912) zu dem Resultat geführt, daß die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche von Besamung und

Befruchtung sowohl wie auch von der Eireifung gänzlich unabhängig ist. Andererseits aber hat sich auch kein Grund zu der Annahme Conklins (1906) und v. Malsens (1906) ergeben, daß die Differenzierung ihre Ursache in der Verschmelzung einer verschieden großen Zahl junger Ovozyten zu einer definitiven Eizelle hat. Wieviele Ovozyten während der Verschmelzungsperiode zu einem Ei verschmelzen, läßt sich nicht feststellen, Tatsache aber ist, daß zu Ende der Verschmelzungsperiode alle Ovozyten gleich groß sind, und daraus läßt sich im Gegensatz zu Conklin und v. Malsen der Schluß ziehen, daß jedes Ei, sei es Weibchen- oder Männchenei, aus einer gleich großen Zahl von jungen Ovozyten hervorgeht, daß jedenfalls prinzipielle Unterschiede in dieser Hinsicht zwischen den einzelnen Eizellen nicht bestehen. Wenn es lediglich die Zahl der verschmelzenden Ovozyten wäre, die über das Geschlecht bei Dinophilus entscheidet, so sollte man erwarten, daß gelegentlich auch Uebergänge zwischen den beiden Sorten von Eiern vorkommen. Man sollte diese um so mehr erwarten, als in der Tat die Größenschwankungen der Eier recht beträchtlich sind. v. Malsen gibt folgende Maße als Extreme an:

Größte Weibcheneier:	Länge 140 μ,	Dicke 100 μ
Kleinste Weibcheneier:	,, 86 μ,	,, 66 μ
Größte Männcheneier:	,, 46 μ,	,, 33 μ
Kleinste Männcheneier:	,, 33 μ,	,, 26 μ.

„Im Laufe meiner Untersuchungen", so sagt er, „fand ich mehrfach Eier, die eine mittlere Größe zwischen beiden Arten hatten, auch diese waren jedoch stets sicher als weibliche Eier anzusprechen." Ich kann diese Angaben v. Malsens bestätigen. Die Größe der Eier, speziell der weiblichen, wechselt sehr, immer aber sind auch die kleinsten Weibcheneier noch wesentlich größer als die größten Männcheneier, niemals habe ich Uebergangsformen gefunden, bei denen man sich über das Geschlecht irgendwie im Zweifel sein könnte.

Die Differenzierung der Eier kommt zuerst zu Beginn der dritten Wachstumsperiode zum Ausdruck, ehe die Bildung der Reservesubstanzen beginnt. Die einen Eier wachsen sehr rasch heran, sie werden zu den großen Weibcheneiern, die anderen bleiben im Wachstum stark zurück, aus ihnen gehen die kleinen Männcheneier hervor. Daß infolge günstigerer Lage im Ovar ein Teil der Eier zu

Weibcheneiern wird, wie v. Malsen meint, daß die Männchen-eier also das Produkt kümmerlicher Existenzbedingungen sind, stimmt nicht. Von einer besonderen Lagerung der einen der beiden Sorten von Eiern im Ovar ist nichts zu bemerken. Nach allen meinen Beobachtungen können es nur innere Faktoren sein, die das Geschlecht der wachsenden Ovozyte bestimmen. Vor allem weist wohl die Tatsache, daß das Verhältnis der beiden Eisorten zueinander in verschiedenen Rassen zwar verschieden, in ein und derselben Rasse aber auch unter verschiedenen äußeren Bedingungen annähernd konstant ist, zur Genüge darauf hin, wo die geschlechtsbestimmenden Ursachen zu suchen sind. Es ist die Konstitution der Zelle, die sie zu einer männlichen bzw. einer weiblichen Eizelle macht. Bei der geschlechtlichen Differenzierung der Eier im Ovar des Dinophilus handelt es sich um das gleiche Problem wie bei der Differenzierung der Geschlechtszellen in einer Zwitterdrüse in Samenfäden und Eier, wie bei der Differenzierung der Zellen in einem Organ überhaupt. Damit aber sind wir bei der Grundfrage der ganzen Entwicklungsmechanik angelangt, beim Determinationsproblem. Wir haben nicht die Absicht, dieses große komplexe Problem, das erst im Anfang seiner experimentellen Behandlung steht, hier aufzurollen. Von den eigentlichen Ursachen der Gestaltungsvorgänge, den determinierenden Faktoren Rouxs, wissen wir heute noch so gut wie nichts. Daß äußere Faktoren, die realisierenden Faktoren Rouxs, im Entwicklungsgeschehen auslösend wirken können, ist gewiß, aber sie bestimmen nicht die Art des Geschehens. Dies ist Sache der inneren formativen Reize (Herbst 1901). Daß die Bedeutung dieser inneren Faktoren außerordentlich groß ist, ist ebenfalls gewiß, wie aber ihre Wirksamkeit im einzelnen ist, muß die zukünftige Forschung lehren.

Noch einige Worte darüber, inwieweit bei Dinophilus realisierende, außerhalb des Organismus gelegene Faktoren das durch determinierende Faktoren bestimmte Geschlechtsverhältnis zu modifizieren vermögen. In der Ernährung haben wir einen Faktor kennen gelernt, der das Geschlechtsverhältnis in gewisser Weise beeinflußt. Daß aber die Ernährung für die Geschlechtsbestimmung des Dinophilus die Bedeutung hat, die ihr v. Malsen zuschreibt, davon kann gar keine Rede sein. Es ist immer nur eine schwache Verschiebung des Geschlechtsverhält-

nisses, die durch verschiedene Ernährung erreicht wird. Bei guter Ernährung nimmt die relative Zahl der Weibcheneier etwas zu, bei schlechter Ernährung die relative Zahl der Männcheneier. Aber auch bei dieser schwachen Wirkung der Ernährung handelt es sich nicht um einen Eingriff in den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung, es ist lediglich das Geschlechtsverhältnis, das modifiziert wird. In einer sehr treffenden Kritik hat Morgan (1909) das v. Malsen bereits entgegengehalten. Das Geschlecht wird nicht bestimmt durch die Ernährung der Mutter, sondern was sich aus den Temperatur- und Hungerexperimenten entnehmen läßt, ist lediglich, daß ein gut ernährtes Weibchen mehr Weibcheneier zu produzieren imstande ist als eines, das hungert. Es findet bei schlechter Ernährung nicht etwa eine Umwandlung der Weibcheneier in Männcheneier statt (und umgekehrt bei guter Ernährung), sondern unter schlechten Ernährungsverhältnissen bleibt eine Anzahl Weibcheneier in der Entwicklung zurück, weil eben das hungernde Weibchen ihnen nicht die Stoffe in genügender Menge zuzuführen vermag, die sie zu ihrem im Vergleich zum Männchenei immensen Wachstum benötigen. Das „normale" Geschlechtsverhältnis kommt also nur bei guter Ernährung zum Ausdruck; nur dann werden alle Weibcheneier reichlich versorgt und können ihre Entwicklung ebenso vollenden wie die anspruchsloseren Männcheneier.

Daß tatsächlich der Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung nur ein scheinbarer ist, beweisen auch sehr schön meine Experimente mit erhöhter Temperatur. In der Wärme entwickeln sich die Männcheneier rascher als die Weibcheneier. Infolgedessen ist das Geschlechtsverhältnis in den ersten Kokons eines Weibchens in der Wärme zugunsten der Männcheneier verschoben. Die späteren Kokons enthalten aber dafür eine um so größere Zahl Weibcheneier, und wenn man das Geschlechtsverhältnis sämtlicher Eier der in der Wärme gezüchteten Weibchen betrachtet, so ist kein Unterschied gegenüber in normaler Temperatur gezüchteten Weibchen vorhanden.

Was hätte es auch, so muß man sich doch fragen, für Dinophilus für einen Zweck, wenn äußere Faktoren das Geschlecht so leicht beeinflussen könnten, wie v. Malsen annimmt? Bei Rotatorien, bei Cladoceren, Aphiden, Blatt- und Gallwespen, Tieren mit zyklischer Fortpflanzungsweise (Heterogonie), hat man äußeren

Faktoren, wie Temperatur, Ernährung, chemischer Zusammensetzung des Mediums, vielfach eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zuerkannt. Es hat sich dann aber herausgestellt, daß sie nicht eigentlich geschlechtsbestimmend wirken, sondern daß sie in mehr oder weniger hohem Maße den Ablauf des Fortpflanzungszyklus beeinflussen, daß sie bis zu einem gewissen Grade den Uebergang von der parthenogenetischen Fortpflanzung zur zweigeschlechtlichen und umgekehrt regeln. Die Zweckmäßigkeit dessen leuchtet ohne weiteres ein. Selbst hier aber hat sich ergeben, daß den äußeren Faktoren nicht eine so große Bedeutung zukommt, wie man ursprünglich glaubte; es sind in erster Linie innere, ererbte Faktoren, die den Ausschlag geben. Dinophilus indessen besitzt keine zyklische Fortpflanzung, er vermehrt sich rein zweigeschlechtlich. Das ganze Jahr lebt er in sich ziemlich gleichbleibenden Verhältnissen, im Meere, er läuft nicht wie die Rotatorien und Cladoceren des süßen Wassers Gefahr, daß sein Medium im Sommer eintrocknet oder im Winter gefriert. Wozu also bei Dinophilus eine Aenderung des Geschlechtes durch äußere Faktoren?

Bei der Verwandtschaft des Dinophilus mit den Rotatorien ist es von besonderem Interesse, ihre Fortpflanzungsverhältnisse mit denen des Dinophilus zu vergleichen. Die Existenzbedingungen sind nicht bei allen Rotatorien die gleichen. Die einen leben im Meere, haben also dasselbe konstante Medium wie Dinophilus, die anderen im Süßwasser, und auch hier sind die Lebensverhältnisse für die verschiedenen Formen, je nach der Größe der Wasseransammlung, die sie bewohnen, sehr verschieden. Entsprechend der Lebensweise ist auch die Fortpflanzung der Rotatorien sehr mannigfaltig. Die im Meere lebenden Seisoniden pflanzen sich rein zweigeschlechtlich fort, ähnlich wie Dinophilus. Den im Süßwasser lebenden Bdelloiden fehlen die Männchen vollständig, sie vermehren sich rein parthenogenetisch. Wenn das Wasser, in dem sie leben, eintrocknet — und sie bevorzugen als „Erdrotatorien" minimale Wasseransammlungen, wie Moospolster, Flechtenkrusten, Dachrinnen usw. —, so trocknen sie mit ein, um nach einem Regenguß, bei der Wiederkehr günstiger Verhältnisse also, zu neuem Leben zu erwachen. Die größte Mehrzahl aller Rädertiere des süßen Wassers aber gehört in die Gruppe der heterogonen Rotatorien, die sich bald zwei-, bald eingeschlechtlich fortpflanzen. Meist gibt es nur par-

thenogenetisch sich vermehrende Weibchen, zu gewissen Zeiten aber treten Männchen auf, und wenn die parthenogenetischen Weibchen, die diese Männchen liefern, begattet werden, produzieren sie die befruchteten und dickschaligen Dauereier, vermittels deren sie, denen selbst die Fähigkeit des Wiederauflebens nach dem Eintrocknen fehlt, die Art in ungünstigen Zeiten erhalten.

Was nun den Modus der Geschlechtsbestimmung bei den Rotatorien anbetrifft, so sind wir leider darüber bisher in mancher Hinsicht noch sehr unvollständig unterrichtet. Gerade bei den Seisoniden, deren Lebens- und Fortpflanzungsweise am meisten mit der des Dinophilus übereinstimmt, fehlen uns noch genauere Untersuchungen[1]). Es scheint aber, daß Dinophilus und Seisoniden auch hinsichtlich des Modus der Geschlechtsbestimmung übereinstimmen, wenn auch den Seisoniden der für die übrigen Rotatorien so charakteristische und ihnen mit Dinophilus gemeinsame Geschlechtsdimorphismus fehlt. Plate (1887) sagt mit Bezug auf Paraseison: „Die auf einem Haufen liegenden Eier sind nicht alle gleichen Geschlechts, sondern zwischen der überwiegenden Zahl weiblicher Eier findet man dann und wann ein männliches. Da ich manchmal nur ein weibliches Individuum um einen solchen Brutplatz und überhaupt auf der betreffenden Nebalia antraf, so folgt hieraus, daß dasselbe Tier Eier von verschiedenem Geschlecht zu legen vermag; es verdient dies deshalb Beachtung, weil bei den Süßwasserrotatorien ein Individuum nur Eier von einem Geschlecht, entweder nur männliche oder nur weibliche, erzeugt." Die Erzeugung zweier Sorten von Eiern durch ein Weibchen ist den Seisoniden also wieder mit Dinophilus gemeinsam.

Von den heterogonen Rädertieren sagten wir bereits, daß bei ihnen die Geschlechtsbestimmung syngam erfolgt, und zwar nach dem sogenannten Hymenopterentypus. Die Männchen entstehen immer aus unbefruchteten Eiern und sind haploide Organismen. Die Weibchen sind immer diploid und entstehen entweder aus befruchteten Eiern oder aus unbefruchteten, die aber ihre Chromosomenzahl nicht reduziert haben. Bei den heterogonen Rotatorien sehen wir jedoch — und ähnliche, wenn auch im einzelnen besondere Verhältnisse finden wir bei den ebenfalls heterogonen Cladoceren, Aphiden, Blatt- und Gallwespen —, daß die ursprünglich rein syn-

[1]) Die Untersuchungen Illgens (1914, 1916) bringen nichts Neues von wesentlicher Bedeutung.

game Geschlechtsbestimmung teilweise zu einer progamen geworden ist, sie ist in der Tat progam und syngam zugleich. Ob nämlich aus einem unbefruchteten Rotatorienei ein Männchen oder ein Weibchen wird, das hängt zwar in letzter Linie davon ab, ob dieses Ei eine Reduktion seiner Chromosomenzahl erfährt oder nicht, dies aber ist bereits im unreifen Ei unabänderlich festgelegt. Die heterogonen Rädertiere bilden wie Dinophilus große dotterreiche und kleine dotterarme Eier. Jedes Weibchen aber bringt im Gegensatz zu Dinophilus entweder nur große Weibcheneier oder nur kleine Männcheneier hervor. Morphologische Differenzen bestehen, soweit wir bis heute wissen, zwischen den weibchenerzeugenden und den männchenerzeugenden Weibchen nicht; auch ihr Chromosomenbestand zeigt keine Unterschiede. Wann die Entscheidung darüber, ob ein Weibchen zu einem „Weibchenerzeuger" oder einem „Männchenerzeuger" wird, fällt, wissen wir nicht. Generationenlang können nur Weibchenerzeuger auftreten und sich rein parthenogenetisch fortpflanzen. Schließlich aber erscheinen auch Männchenerzeuger und leiten die zweigeschlechtliche Fortpflanzung ein. Wie bei Cladoceren und Aphiden ist auch hier die Hauptursache der Sexualitätsänderung ein innerer erblicher Rhythmus, der durch äußere Einflüsse bald in höherem, bald in geringerem Maße modifiziert zu werden vermag. Ist einmal darüber entschieden, daß ein Weibchen zu einem „Männchenerzeuger" wird, so ist dadurch festgelegt, daß es nur „Männcheneier" bildet, d. h. kleine Eier, deren Chromosomenzahl reduziert wird; der Eireifung wird also ein bestimmter Verlauf vorgeschrieben. Das Geschlecht des zukünftigen Tieres aber wird dadurch noch nicht definitiv festgelegt. Bleibt das Weibchen unbegattet, so bringt es allerdings nur Männchen hervor, wird es aber begattet, so werden seine „Männcheneier" befruchtet, und das ist für sie der Anstoß, nochmals in eine Wachstumsperiode einzutreten, zu großen dotterreichen „Dauereiern" mit dicker Schale heranzuwachsen, aus denen ausschließlich Weibchen hervorgehen. So ist durch die Begattung aus dem „Männchenerzeuger" ein weibchenerzeugendes Weibchen geworden, die Befruchtung hat die „Männcheneier" in weibliche Eier umgestimmt. Die Eier der parthenogenetischen Weibchenerzeuger vermögen sich nur parthenogenetisch zu entwickeln, sie sind befruchtungsunfähig.

Wird das Erscheinen der Männchenerzeuger gänzlich unter-

drückt, so erhalten wir eine Fortpflanzungsweise, wie sie für die Bdelloiden charakteristisch ist, es gibt nur noch parthenogenetisch sich vermehrende Weibchen.

Parthenogenese und Heterogonie sind Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse, sie sind aus der rein zweigeschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen. Lange (1913), dem wir eine vorzügliche zusammenfassende Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse der Rädertiere verdanken, hat das Stadium, auf dem sich die Rotatorien befinden, sehr treffend als „progressive Parthenogenese" bezeichnet. Er betrachtet die sekundäre Parthenogenese als den „ökonomischen Endzustand, dem die Entwicklung der Rädertierfortpflanzung zustrebt". Bei den Bdelloiden ist dieser Endzustand erreicht. Hier ist die Geschlechtsbestimmung zu einer rein progamen geworden, es gibt nur noch befruchtungsunfähige Weibcheneier. Bei den heterogonen Rotatorien erfolgt die Geschlechtsbestimmung syngam, nach dem Hymenopterentypus, doch ist der Hymenopterentypus in der oben geschilderten Weise weiterhin modifiziert worden, so daß die syngame Geschlechtsbestimmung bereits teilweise zu einer progamen geworden ist. Die Seisoniden haben als im Meere unter gleichmäßigen Verhältnissen lebende Formen die ursprüngliche Fortpflanzungsweise beibehalten; es fehlen Parthenogenese und Heterogonie. Der Modus der Geschlechtsbestimmung scheint aber auch bei ihnen nicht der ursprüngliche (syngam durch Geschlechtschromosomen) geblieben zu sein, die Geschlechtsbestimmung ist wie bei Dinophilus zu einer progamen geworden, progam aber in ganz anderer Weise als bei den heterogonen oder rein parthenogenetisch sich vermehrenden Formen.

Wie können wir aber den Modus der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus, der sich in gleicher Weise, soweit wir bis heute wissen, außer bei den Seisoniden noch bei einer Milbe, Pediculopsis graminum, auch eine Form mit rudimentären Männchen (E. Reuter 1907), findet, von dem normalen Modus ableiten?

Der Geschlechtsdimorphismus von Dinophilus apatris und der verwandten Arten ist eine sekundäre Erscheinung, wir müssen Dinophilus apatris von einer Form ableiten, die diesen Dimorphismus noch nicht besessen hat[1]). Und tatsächlich weisen auch nicht

[1]) Bei den Arten mit nicht rudimentären Männchen müssen alle Eier gleichermaßen mit Reservesubstanzen versehen werden. Beim Rudimentärwerden der Männchen werden die Reservestoffe für die Männcheneier über-

alle Spezies der Gattung Dinophilus diesen Dimorphismus auf. Der von Schimkewitsch (1895) aus dem Weißen Meere beschriebene Dinophilus gehört z. B. zu diesen letzteren, sodann der wahrscheinlich mit dieser Form identische Dinophilus vorticoides, den O. Schmidt (1848) bei den Färöer entdeckte und van Beneden (1851, 1861) von der belgischen Küste beschrieb, und Dinophilus taeniatus, den Harmer (1889) und Shearer (1906) bei Plymouth fanden [1]). Bei diesen Arten sind Männchen und Weibchen, von den Geschlechtsorganen natürlich abgesehen, gleich gestaltet, und auch die Eier, aus denen sich Männchen und Weibchen entwickeln, sind morphologisch nicht verschieden. Es fragt sich nun, nach welchem Modus bei diesen monomorphen Arten die Geschlechtsbestimmung vor sich geht. Das Fehlen zweier morphologisch unterscheidbaren Sorten von Eiern beweist ja noch nicht, daß die Geschlechtsbestimmung hier nicht progam erfolgt. Für wahrscheinlich halte ich indessen eine progame Bestimmung bei den monomorphen Spezies nicht. Diese dürfte vielmehr erst zugleich mit der Reduktion des männlichen Geschlechtes eingeführt worden sein. Besitzen aber die monomorphen Dinophilus-Arten den für die meisten Tiere charakteristischen und als „normal" betrachteten alternativen Mechanismus der Geschlechtsvererbung vermittels Geschlechtschromosomen, so ist die weitere Frage, welches Geschlecht das heterogametische ist. Die Chromosomenverhältnisse der monomorphen Dinophilus-Arten sind bisher nicht untersucht worden, aber das Fehlen jeglicher Zahlen- und Größendifferenzen zwischen den Chromosomen bei Dinophilus apatris läßt derartige Untersuchungen als nicht sehr aussichtsreich erscheinen; es ist nicht wahrscheinlich, daß bei den anderen Vertretern der Gattung morphologisch nachweisbare Geschlechtschromosomen vor-

flüssig und können zur Bildung weiterer Weibcheneier verwandt werden. Es wäre interessant, einmal die Nachkommenschaft eines Weibchens einer nicht dimorphen Dinophilus-Spezies mit der eines Weibchens von Dinophilus apatris zu vergleichen. Wahrscheinlich vermag letzteres eine größere Zahl von Nachkommen zu produzieren als jenes, und darin liegt der Vorteil des Dimorphismus für die Art (vgl. indessen S. 125). Die einzige Lebensaufgabe der Dinophilus-Männchen, die Begattung der Weibchen, erfüllt ja das rudimentäre Männchen ebenso wie das voll entwickelte.

[1]) Eine Zusammenstellung sämtlicher bisher beschriebener monomorpher und dimorpher Dinophilus-Arten und ihres Vorkommens gibt Nelson (1907).

handen sind. Da die Zytologie versagt, könnten uns Vererbungsexperimente Aufschluß geben. Diese aber fehlen vorläufig, und so sind wir bisher auf Vermutungen angewiesen. Am nächsten liegt es, eine Heterogametie des weiblichen Geschlechtes anzunehmen. Es könnten bei den monomorphen Arten durch die Reifung männchen- und weibchenbestimmende Eier gebildet werden, die Geschlechtsbestimmung wäre dann thelyo-syngam. Die Differenzierung in „weibliche" und „männliche" Ovozyten bei einzelnen Arten müßte dann zu einem richtenden Einfluß auf den Ablauf der Reifungsteilungen führen, indem eine große weibliche Ovozyte ihren Chromosomenbestand immer in der Weise reduziert, daß sie auch hinsichtlich dieses Chromosomenbestandes zu einem weibchenbestimmenden Ei wird, während andererseits die kleine männliche Ovozyte durch die Reifung immer einen männchenbestimmenden Chromosomenbestand erhält. Die Geschlechtsbestimmung wäre dann bei den dimorphen Dinophilus-Arten ähnlich wie bei den heterogonen Rotatorien progam und syngam zugleich. Wir könnten aber auch von einer Heterogametie des männlichen Geschlechtes ausgehen. Die Entwicklung zweier Sorten von Eiern könnte eine selektive Befruchtung im Gefolge haben, indem die männchenbestimmenden Spermatozoen nur in die kleinen, die weibchenbestimmenden nur in die großen Eier eindringen. Oder aber: die Spermatozoen sind zwar in männchen- und weibchenbestimmende geschieden, haben aber alle die Potenz zur Hervorbringung beider Geschlechter in sich, und je nach den Verhältnissen, die sie im Ei antreffen, kann ihr ursprünglicher Charakter umgestimmt werden. Doch wir verlieren uns damit ins Gebiet der reinen Spekulation. Vielleicht vermögen wir durch spätere Untersuchungen einmal einen Boden zu gewinnen, auf dem sich weitere Betrachtungen anstellen lassen.

2. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung Dinophilus im Lichte der vorstehenden Untersuchungen.

Die Stellung der Gattung Dinophilus im System ist eine vielumstrittene Frage. An den verschiedensten Stellen hat man sie unterzubringen versucht, bei den Turbellarien, den Nemertinen, bei den Anneliden, den Rotatorien, den Archianneliden. Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle in eine ausführliche Besprechung

der für und wider die verschiedenen Ansichten sich ergebenden Tatsachen einzutreten. Es soll hier nur kurz dargelegt werden, inwieweit die vorstehenden Untersuchungen einen Beitrag zur Frage der systematischen Stellung des Dinophilus liefern können.

Die zuerst von Metschnikoff (1866) geäußerte, von ihm allerdings mehr glücklich geahnte denn als zutreffend erwiesene Ansicht, daß Dinophilus als „eine stationär gewordene Annelidenlarve" zu betrachten ist oder, wie Lang (1884) sagt, als „eine Annelidenlarve ohne Borsten und mit Geschlechtsorganen", hat zweifellos am meisten für sich. Ich stelle hier einige der Merkmale, die Dinophilus als sehr nahe mit den Anneliden verwandt und speziell als larvales Annelid kennzeichnen, zusammen.

Die erste Entwicklung des Dinophilus, wie der Furchungsmodus, die Anlage der Keimblätter, zeigt weitgehendste Aehnlichkeit mit der Polychätenentwicklung. Der zweite präorale Kopfwimperring entspricht nach Nelson (1904) dem präoralen Wimperkranz, dem Prototroch, und der Analwimperring vielleicht dem Paratroch der Trochophora. Die erste Anlage des Gehirns erscheint an der gleichen Stelle wie die Scheitelplatte der Trochophora. Im übrigen aber hat Dinophilus durch Wachstum in die Länge und Ausbildung der Metamerie das Trochophorastadium überschritten; er hat ungefähr das Stadium der polytrochen Annelidenlarven erreicht, ist auf diesem Stadium stehen geblieben und geschlechtsreif geworden.

Es sind besonders die Larven der zur Familie der Euniciden gehörigen Anneliden, mit denen Dinophilus große Aehnlichkeit hat. Schon Metschnikoff (1866) hat darauf hingewiesen. So sollen die Larven von Lysidice den jungen Dinophilus-Weibchen so ähnlich sein, „daß sie nur durch die Anwesenheit der bei ersteren stark entwickelten Kiefer voneinander unterschieden werden können". Korschelt (1893) hebt die Uebereinstimmung des Dinophilus mit der Larve von Ophryotrocha und anderen polytrochen Larven hervor. „Die Beschaffenheit des präoralen Teiles, die Körpergliederung, die Art und Weise der Bewimperung, der unpaare gegliederte Cirrus, die dorsale Lage des Afters zeigt eine große Uebereinstimmung." Ich kann diese Angaben auf Grund eigener Beobachtungen vollauf bestätigen. In einzelnen meiner Dinophilus-Kulturen kam vorübergehend auch Ophryotrocha vor. Die Aehnlichkeit der jungen Larve, sowohl im ganzen Habitus wie auch in den einzelnen

Organen, mit dem Dinophilus-Weibchen ist in der Tat überraschend. Auch die von Korschelt hier nicht genannten Organe sind bei Dinophilus und den polytrochen Larven fast gleich gebaut. Die Nephridien des Dinophilus sind nach den Untersuchungen Shearers (1906) nach dem primitiven Solenozytentypus gebaut; es sind gegen die Leibeshöhle geschlossene Kanäle mit Wimperflammen. Auch das Nervensystem ist sehr primitiv. Daß das Gehirn an der gleichen Stelle wie die Scheitelplatte der Trochophora entsteht, wurde bereits erwähnt. Das Bauchmark liegt noch größtenteils im Ektoderm, es ist nach dem Strickleitertypus gebaut, doch sind die beiden Längsstränge noch sehr weit voneinander entfernt. Die erste, präorale Kommissur ist wahrscheinlich auf den Nervenring der Trochophora zurückzuführen. Auch der Darmtraktus stimmt im wesentlichen mit dem der Anneliden überein. Der für Dinophilus so charakteristische, ventral vom Schlund gelegene Rüssel findet sich in ähnlicher Ausbildung bei vielen Euniciden. Die Geschlechtsorgane fehlen natürlich den Larven der Euniciden noch, und von denen der geschlechtsreifen Tiere unterscheiden sich die Geschlechtsorgane von Dinophilus apatris insofern, als ihnen die Metamerie fehlt. Indessen dürfen nicht die Geschlechtsorgane von Dinophilus apatris zum Vergleich herangezogen werden, da offensichtlich in der Gattung Dinophilus eine allmähliche Reduktion dieses Organes auch im weiblichen Geschlecht erfolgt und bei Dinophilus apatris am weitesten fortgeschritten ist. Bei den monomorphen Dinophilus-Spezies, die ja die phylogenetisch ältere Form darstellen, sind die Ovarien paarig. Sie liegen als zwei lange Säcke ventral vom Darm und vereinigen sich am hinteren Ende; jedes Ovar besteht aus zwei hintereinander liegenden Kammern, zeigt also wenigstens den Beginn einer Metamerie. Nach Schimkewitsch (1895) entstehen die Ovarien aus den paarigen Mesodermstreifen und sind nach E. Meyer (1901) homolog dem Peritoneum und dem Cölom der Anneliden. Bei dem von Weldon (1886) beschriebenen, ebenfalls zu den monomorphen Spezies gehörenden Dinophilus gigas macht sich bereits eine starke Reduktion der paarigen Ovarien bemerkbar, die bei den dimorphen Formen so weit fortgeschritten ist, daß nur noch das hintere Ende der beiden Ovarien als unpaares Gebilde übrig geblieben ist. Es erscheint mir übrigens sehr wohl möglich, daß die Reduktion des Ovars und die Rückbildung des männlichen Geschlechtes Hand in Hand gegangen sind oder viel-

mehr, daß das eine eine Folge des anderen war. Es wäre dann durch das Rudimentärwerden der Männchen nicht, wie wir es in der Anmerkung auf Seite 122 als wahrscheinlich hingestellt hatten, eine Erhöhung der ursprünglichen Nachkommenzahl erfolgt und darin die Zweckmäßigkeit des Dimorphismus für die Art zu suchen, sondern die durch die Reduktion herabgesetzte Leistungsfähigkeit des Ovars würde durch die Verkleinerung und Vereinfachung eines Teiles der Eier kompensiert und so wenigstens eine Verminderung der Nachkommenzahl vermieden.

Dinophilus ist also, um es nochmals zu sagen, eine geschlechtsreif gewordene polytroche Polychätenlarve. Ein Vergleich der Organisation des Dinophilus mit der einer anderen Gruppe deckt jedoch ebenfalls verwandtschaftliche Beziehungen auf und vermag so weiteres Licht zu werfen auf die Verwandtschaft dieser Gruppe mit den Polychäten bzw. Anneliden. Es sind dies die Rotatorien. Die Frage nach der Stellung der Rotatorien ist noch sehr umstritten. Lang (1884) betrachtet die Rotatorien „als das letzte Glied einer Reihe, die aus gegliederten Stammformen der Anneliden dadurch hervorgegangen sind, daß die Tiere immer frühzeitiger, gleichsam schon auf dem Larvenstadium, geschlechtsreif wurden". Die Rotatorien würden also hiernach in einem ganz ähnlichen Verhältnis zu den Anneiiden stehen wie Dinophilus. Viele der larvalen Merkmale des Dinophilus finden wir auch tatsächlich bei den Rotatorien wieder. Das Nervensystem, die Segmentalorgane, der Darmtraktus zeigen in beiden Gruppen manche Aehnlichkeiten. Der gegliederte, mit Spinndrüsen versehene ventrale Schwanzanhang des Dinophilus dürfte dem ebenfalls gegliederten und mit Klebdrüsen ausgestatteten ventralen Fuße der Rotatorien homolog sein. Die auffallendste Aehnlichkeit der beiden Gruppen aber liegt wohl in dem schon oft erwähnten sexuellen Dimorphismus. Es fragt sich nun, ob dieser als ein Merkmal mit phylogenetischer Bedeutung angesehen werden kann. Korschelt und Heider (1890) verneinen diese Frage. „Aus der Tatsache", so sagen sie, „daß bei Dinophilus ein höchst auffälliger Geschlechtsdimorphismus vorkommt, insofern die Männchen weit kleiner und niedriger organisiert sind als die Weibchen, des Darmes, der Augen und segmentalen Wimperkränze entbehren (Korschelt), hat man ebenfalls auf Beziehungen der Gattung Dinophilus zu den Rotatorien geschlossen, doch scheinen diese Schlüsse nicht berechtigt,

wenn man sieht, wie bei einigen Arten (D. apatris bzw. D. gyrociliatus) der erwähnte Geschlechtsdimorphismus auftritt, während bei ganz ähnlich gestalteten Spezies wie D. vorticoides, gigas und taeniatus (nach O. Schmidt, Weldon und Harmer) die Männchen ganz wie die Weibchen gestaltet sind, abgesehen von den eigentlichen Geschlechtscharakteren." Auch das Vorkommen von stark ausgeprägtem sexuellem Dimorphismus in anderen Gruppen des Tierreiches (Copepoden, Cirripedien, Isopoden, Milben) scheint manchen gegen die Berechtigung zu sprechen, diesem Merkmal phylogenetische Bedeutung beizulegen. Nun ist es ja gewiß richtig, daß der Geschlechtsdimorphismus des Dinophilus apatris sich erst innerhalb der Gattung entwickelt hat, und wenn er das einzige Merkmal wäre, das Dinophilus mit den Rotatorien gemeinsam ist, so könnte man allerdings nicht mehr als einen Fall konvergenter Entwicklung darin sehen. Da aber die Gesamtorganisation des Dinophilus auf eine nähere Verwandtschaft mit den Rotatorien hinweist, so dürfen wir in dem sexuellen Dimorphismus beider Gruppen jedenfalls eine Bekräftigung der Richtigkeit unserer Anschauungen sehen. Es scheint in der Tat in diesem Verwandtschaftskreise eine starke Tendenz zum Rudimentärwerden des männlichen Geschlechtes zu bestehen. Außer Dinophilus und den Rotatorien nenne ich noch die ebenfalls den Anneliden sehr nahestehende Bonellia und das von den Polychäten abzuleitende, in Anpassung an seine parasitische Lebensweise aber stark umgewandelte Myzostoma. Bei allen diesen Formen ist der Dimorphismus für sich entstanden, in Anpassung an besondere, bei den verschiedenen Formen verschiedene Lebensverhältnisse. Vertretern der betreffenden Gruppen, die nicht unter diesen besonderen Verhältnissen leben, fehlt in der Regel dieser Dimorphismus, die Tendenz dazu aber ist, wie gesagt, meines Erachtens für diesen ganzen Kreis charakteristisch. Es wäre in dieser Hinsicht besonders interessant, die Sexualverhältnisse der Seisoniden genauer kennen zu lernen. Der sexuelle Dimorphismus fehlt ihnen, die Eier aber sollen in männliche und weibliche differenziert sein. Ist dies eine Vorstufe zu jenem? Auch eine genaue Untersuchung der monomorphen Dinophilus-Arten dürfte unsere Kenntnisse über den Geschlechtsdimorphismus und seine Entstehung noch erweitern.

Vergleichen wir Rotatorien und Dinophilus mit den Anneliden,

so kommen wir zu dem Resultat, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen des Dinophilus zu letzteren jedenfalls wesentlich innigere sind als die der Rotatorien. Zu diesen aber steht auch Dinophilus in naher Beziehung, und so nimmt er eine vermittelnde Stellung zwischen Rotatorien und Anneliden ein. Der heutige Zustand des Dinophilus ist, worauf bereits Nelson (1904, 1907) mit guten Gründen hingewiesen hat, zweifellos nicht als primitiv zu betrachten; Dinophilus stellt eine im Laufe der Phylogenie rückgebildete und dadurch den Vorfahren ähnlicher gewordene Form dar. Wie es in dieser Hinsicht mit den Rotatorien steht, ob sie, wie Lang (1884) meint, neotene Formen sind, oder ob sie von den primitiven Stammformen der Anneliden aus ihre heutige Organisation direkt erreicht haben, ist ungewiß. Mir scheint manches mehr zugunsten der letzten Ansicht zu sprechen. Aus einer gemeinsamen Wurzel haben sich dann Rotatorien und Anneliden entwickelt, diese aber haben eine höhere Entwicklung genommen als jene. Dinophilus hat in seiner Phylogenie diese höhere Entwicklung mitgemacht — was aus seiner Ontogenie erschlossen werden kann —, ist aber dann zu einem niedereren Zustand zurückgekehrt und so den ihm verwandten Rotatorien wieder ähnlicher geworden.

Schluß.

Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schlusse seien die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen nochmals kurz zusammengestellt:

Das Männchen von Dinophilus apatris ist ein außerordentlich rudimentäres Wesen, es ist nichts weiter als ein muskulöser Sack mit Geschlechtsapparat. Dieser besteht in der Hauptsache aus einem Paar Hoden und dem Penis, die zusammen fast das ganze Leibesinnere ausfüllen. Im Vergleich zu dem Geschlechtsapparat nichtdimorpher Dinophilus-Spezies ist indessen auch dieses Organsystem bei Dinophilus apatris stark rückgebildet.

Die Spermatogenese bei Dinophilus apatris bietet nichts Besonderes. Ihre Untersuchung wird erschwert durch die Kleinheit des Objektes. Es wird, soweit ersichtlich, eine Sorte von Spermatozoen gebildet, alle mit 10 Chromosomen, der haploiden Zahl. Das voll entwickelte Männchen enthält nur fertige Spermatozoen.

Die Begattung der Weibchen von Dinophilus apatris erfolgt kurz vor dem Ausschlüpfen der Weibchen durch die Männchen des gleichen Kokons. Inzucht ist also die Regel. Die Männchen verlassen meist den Kokon überhaupt nicht und gehen nach 5—10 Tagen, spätestens nach 3 Wochen zugrunde.

Die von den Weibchen bei der Begattung empfangenen Spermien — das Männchen stößt seinen Penis durch die Körperwand des Weibchens hindurch und befördert die Spermien so in dessen Leibeshöhle — werden in der Form von einem oder zwei Paketen neben dem Ovar abgelagert und verharren zunächst in diesem Zustande.

Das Ovar des eben ausgeschlüpften Weibchens besteht aus relativ wenigen, sehr kleinen Ovogonien, die sich durch normale Mitosen vermehren. Den Uebergang der Ovogonien in Ovozyten erster Ordnung erkennt man an dem Auftreten der synaptischen Phänomene.

Die Ovozyten machen drei Wachstumsperioden durch. Durch die erste Wachstumsperiode, während der im Kern die synaptischen Phänomene ablaufen, erreicht die Ovozyte die Verschmelzungsgröße. Das Chromatin des Kernes ballt sich nach der Synapsis immer mehr zusammen und bildet einen nukleolusartigen Körper, eine Karyosphäre.

Die zweite Wachstumsperiode der Ovozyten besteht in einer ausgiebigen Verschmelzung von Ovozyten. Es verschmelzen immer gleichwertige Zellen, sie sind nicht in Ei- und Nährzellen differenziert. Der Kern der einen der beiden verschmolzenen Zellen wird resorbiert, Kernverschmelzungen kommen nicht vor. Noch ehe der Kern der einen Zelle ganz aufgelöst ist, können weitere Zellverschmelzungen erfolgen. Wie groß aber die Zahl der während der zweiten Wachstumsperiode zu einem Ei zusammentretenden Ovozyten insgesamt ist, läßt sich nicht feststellen. Am Ende der zweiten Wachstumsperiode hat jede Ovozyte ungefähr die drei- bis vierfache Größe, die sie zu Anfang dieser Periode hatte. Eine Differenzierung der Eier in große weibliche und kleine männliche erfolgt durch die Verschmelzung der Ovozyten nicht, am Ende der Verschmelzungsperiode sind alle Eier gleich groß.

Während der beiden ersten Wachstumsperioden der Ovozyten lösen sich die Spermienpakete auf, die Spermatozoen dringen in das

Ovar und zwischen die Ovozyten ein, doch findet eine Besamung noch nicht statt. Diese erfolgt erst während der dritten Wachstumsperiode der Ovozyten, *vor* der Bildung der Reservestoffe des Eies, also zu einem sehr frühen Zeitpunkte, aber *nach* der Differenzierung der Eier in männliche und weibliche. *Die Befruchtung bzw. Besamung ist also ohne Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung.*

Die Bildung zweier Sorten von Eiern während der dritten Wachstumsperiode macht sich zunächst in einem stärkeren Wachstum gewisser Eier bemerkbar, sodann wird in diesen letzteren Eiern intensiv Dotter gebildet, sie werden zu „Weibcheneiern". Das Wachstum der anderen Eier während der dritten Wachstumsperiode ist nur schwach, auch wird nur wenig Dotter in ihnen erzeugt, sie werden zu „Männcheneiern".

Die Kerne der beiden Sorten von Eiern unterscheiden sich nur durch ihre Größe. Die Karyosphären, in denen während der Verschmelzungsperiode das gesamte Chromatin in inaktivem Zustande konzentriert war, lockern sich mit Beginn der dritten Wachstumsperiode auf, es gehen aus ihnen 10 Tetraden hervor, die sich ebenfalls auflockern und schließlich ein gleichmäßiges Retikulum bilden.

Daß zur Bildung eines Weibcheneies *mehr* Ovozyten notwendig sind als zur Bildung eines Männcheneies, ist eine unbewiesene und unbeweisbare Annahme früherer Autoren. Die Tatsache, daß alle Ovozyten zu Ende der Verschmelzungsperiode gleich groß sind, spricht *gegen* die Richtigkeit dieser Annahme. Eine ungünstige Lage der Männcheneier im Ovar kann auch nicht Ursache ihrer Entstehung sein. Kurz: *Eine morphologisch erkennbare Ursache für die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche in bestimmtem Verhältnis fehlt vollständig.*

Ehe die Eier abgelegt werden, bildet sich die erste Reifungsspindel in ihnen aus, doch bleibt die Mitose auf dem Stadium der Metaphase stehen. Erst nach der Ablage nimmt die Reifung ihren Fortgang. In allen Eiern verlaufen Reifung und Befruchtung ganz in der gleichen Weise. 10 Tetraden treten in die erste Reifungsteilung ein, zwei Richtungskörper werden abgeschnürt, 10 Chromosomen bleiben im Ei. Nach der ersten und ebenso nach der zweiten Reifungsteilung bilden die im Ei zurückbleibenden Chromosomen keinen einheitlichen Kern, sondern es gehen aus den 10 Chromo-

somen ebensoviele Karyomeriten hervor, die dann bei der Furchungsteilung wieder die Chromosomen liefern. Der männliche Vorkern zerfällt nicht in Karyomeriten. Die Kopulation des männlichen Vorkernes mit den Karyomeriten des weiblichen erfolgt im Zentrum des Eies.

Die beiden während der Eireifung die Pole der Spindel einnehmenden Teilungszentren haben verschiedene Größe; das Zentrosom des Eipoles ist immer größer als das des Richtungskörperpoles. Von den beiden Teilungszentren der ersten Furchungsspindel stammt sehr wahrscheinlich eines vom Ei, das andere vom Spermium. Auch für die erste Furchungsspindel ist eine Heterozentrie charakteristisch; das größere Zentrosom ist das Ei-, das kleinere das Spermazentrosom. Diese Heterozentrie der beiden Furchungszentren hat die inäquale Teilung der Weibchen- wie Männcheneier zur Folge.

Die erste Furchungsspindel enthält 20 Chromosomen, die diploide Zahl. Größendifferenzen sind weder während der Reifungsteilungen noch während der Furchung vorhanden.

Die wesentlichsten Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen sind folgende:

Es lassen sich bei Dinophilus mehrere Rassen unterscheiden, die hinsichtlich Geschlechtsverhältnisses und Kokongröße verschieden sind. Bei manchen Rassen sind Männchen und Weibchen in der gleichen oder fast der gleichen Zahl vorhanden, bei anderen überwiegen die Weibchen in mehr oder weniger starkem Maße. Es können bis zu drei Weibchen auf ein Männchen kommen. Für die Kokongröße kann als Regel gelten, daß sie mit der relativen Zahl der Weibcheneier zunimmt. Bei Rassen mit annähernd gleich vielen Männchen und Weibchen enthält ein Kokon meist nur zwei Eier, ein Männchen- und ein Weibchenei, bei Rassen mit einem starken Ueberschuß an Weibchen enthält er sieben und mehr Eier durchschnittlich. Immerhin ist die Kokongröße eine Eigenschaft, die ziemlich beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Bei guter Ernährung nimmt die Kokongröße zu.

Das Geschlechtsverhältnis bei Dinophilus ist also eine auf inneren, ererbten Faktoren beruhende Eigenschaft. Aeußere Faktoren vermögen das Geschlechtsverhältnis nur in ganz geringem Maße zu modifizieren. Kälte hat

gar keinen Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis. Wärme beeinflußt es insofern, als bei erhöhter Temperatur die Männcheneier rascher ablagereif werden als die Weibcheneier. Infolgedessen enthalten die ersten Kokons eines in der Wärme gezüchteten Weibchens mehr Männcheneier als gewöhnlich. Dieses Mißverhältnis gleicht sich aber später wieder aus, indem die weiteren Kokons um so mehr Weibcheneier enthalten. Schlechte Ernährung bzw. Hunger hat eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Männchen zur Folge. Dies ist darauf zurückzuführen, daß hungernde Weibchen den in Entwicklung begriffenen Weibcheneiern nicht so viele Nährstoffe zuzuführen vermögen, wie sie zur Vollendung der Entwicklung notwendig haben. Die anspruchslosen Männcheneier vermögen sich auch bei schwacher Ernährung zu entwickeln, und so kommen sie in verhältnismäßig größerer Zahl zur Ablage als die Weibcheneier.

Weibchen, die unbegattet bleiben, lassen hinsichtlich des Geschlechtsverhältnisses ihrer Nachkommen und hinsichtlich ihrer Kokongröße keine Unterschiede gegenüber den begatteten Weibchen erkennen. Im übrigen aber beeinflußt die Begattung den weiblichen Organismus in hohem Maße. Unbegattete Weibchen wachsen langsamer als begattete und werden infolgedessen später geschlechtsreif. Häufig erreichen sie ihre Geschlechtsreife überhaupt nicht, sondern sterben vorzeitig ab; sie sind viel hinfälliger als begattete Weibchen. Die Gelege der unbegattet gebliebenen Weibchen sind oft unvollkommen; es fehlt die Gallerthülle um die Eier. Unbefruchtete Eier, Männchen- wie Weibcheneier, beginnen zwar eine parthenogenetische Entwicklung, diese wird aber bald pathologisch, und die Embryonen sterben alle früher oder später ab. Bisweilen entstehen merkwürdige Monstra aus den unbefruchteten Eiern, lebensfähige junge Tiere wurden jedoch niemals beobachtet. Parthenogenese spielt im normalen Lebenszyklus des Dinophilus keine Rolle.

Die rudimentären Männchen des Dinophilus leben nur wenige Tage, die Weibchen erreichen unter normalen Verhältnissen ein Alter von 2—3 Monaten. Sie bringen in dieser Zeit ungefähr 10 bis 12 Kokons, bisweilen 16, hervor, die eine je nach der Rasse verschiedene Zahl von Eiern enthalten; überdies zeigt die Kokongröße starke individuelle Schwankungen und wird, wie schon gesagt, durch äußere Faktoren beeinflußt. Die Entwicklungsdauer ist auch

nach Rassen etwas verschieden. Im Durchschnitt beansprucht die Embryonalentwicklung 8—10 Tage.

Die theoretischen Betrachtungen führten zu folgenden Schlußfolgerungen:

Die Geschlechtsbestimmung erfolgt bei Dinophilus apatris progam, das Geschlecht ist bereits in der wachsenden Ovozyte festgelegt, die Ovozyten haben eine männliche oder eine weibliche Konstitution. Es sind innere formative Reize, die die Zelle entweder zu einer männlichen oder einer weiblichen machen, über ihre Natur vermögen wir bisher keine näheren Angaben zu machen.

Der Modus der Geschlechtsbestimmung des Dinophilus apatris ist sekundär erworben, und zwar gleichzeitig mit dem für diese Art charakteristischen Geschlechtsdimorphismus. Die dimorphen Dinophilus-Spezies stammen von monomorphen Arten ab. Ueber die Art und Weise der Geschlechtsbestimmung bei den monomorphen Spezies können wir vorläufig nur Vermutungen äußern.

Dinophilus ist als ein neotenes Annelid zu betrachten, das aber auch manche verwandtschaftliche Beziehungen zu den Rotatorien erkennen läßt.

Literaturverzeichnis.

Armbruster, L., Nachtsheim, H. u. Roemer, Th., 1917, Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae Mendelianae. Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungsl., Bd. 17.

Baltzer, F., 1914, Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 22.

Bambeke, Ch. van, 1898, Recherches sur l'ovocyte du Pholcus phalangoides. Arch. de Biol., T. 15.

Beauchamp, P. de, 1910, Sur l'existence et les conditions de la parthénogenèse chez Dinophilus. Comptes rend. de l'Acad. des Sc., T. 150.

Derselbe, 1912, Contribution à l'étude expérimentale de la sexualité chez Dinophilus. Comptes rend. de l'Acad. des Sc., T. 154.

Beneden, P. J. van, 1851, Notice sur un nouveau Némertien de la côte d'Ostende. Bull. de l'Acad. R. de Belg., T. 18.

Derselbe, 1861, Recherches sur la faune littorale de Belgique. Mém. de l'Acad. R. de Belg., T. 32.

Blackman, M. W., 1903, The spermatogenesis of the Myriapods. II. On the chromatin in the spermatocytes of Scolopendra heros. Biol. Bull., Vol. 5.

Boveri, Th., 1887, Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. und Physiol. in München, Bd. 3.

Derselbe, 1914, Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena.

Derselbe, 1915, Ueber die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 41.

Bresslau, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 76.

Brüel, L., 1915, Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 10.

Buchner, P., 1914, Die Besamung der jugendlichen Ovozyte und die Befruchtung bei Saccocirrus. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.

Derselbe, 1918, Vergleichende Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymnoptereneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 91, Abt. II.

Conklin, E. G., 1901, Centrosome and sphere in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula. Anat. Anz., Bd. 19.

Derselbe, 1902, Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula and other Gasteropoda. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 12.

Derselbe, 1906, Sex differentiation in Dinophilus. Science, N. S. Vol. 24.

Correns, C. und Goldschmidt, R., 1913, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.

Doflein, F., 1896, Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62.

Doncaster, L., 1914, Chromosomes, heredity, and sex: A review of the present state of the evidence with regard to the material basis of hereditary transmission and sex-determination. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 59.

Gille, K., 1914, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung von Gyrodactylus elegans v. Nordmann. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.

Goldschmidt, R., 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Lss. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ont., Bd. 21.

Haecker, V., 1912, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig.

Hamburger, Clara, 1907, Das Männchen von Lacinularia socialis Ehrbg. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 86.

Harmer, S. F., 1889, On a new species of Dinophilus. Proc. of the Cambridge Phil. Soc., Vol. 6.

Derselbe, 1889, Notes on the anatomy of Dinophilus. Journ. of Mar. Biol. Ass. of the Unit. Kingd., Vol. 1.

Hartmann, M., 1918, Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 20.

Herbst, C., 1901, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

Hertwig, R., 1905, Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., 15. Jahresvers.

Derselbe, 1912, Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eignen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. 32.

Hofsten, N. v., 1909, Ueber die frühzeitige Besamung der Eizellen bei Otomesostoma auditivum (Forel und du Plessis). Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. Zool. Anz., Bd. 34.

Derselbe, 1911, Noch ein Wort über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei Otomesostoma auditivum. Zool. Anz., Bd. 37.

Illgen, H., 1914, Zur Kenntnis der Spermatogenese und Biologie bei Seison grubei Claus. Zool. Anz., Bd. 44.

Derselbe, 1916, Zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der parasitischen Rotatorienfamilie der Seisoniden. Zool. Anz., Bd. 47.

Jörgensen, M., 1913, Zellenstudien. I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellforsch., Bd. 10.

Klatt, B., 1913, Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage beim Schwammspinner. Biol. Centralbl., Bd. 33.

Korschelt, E., 1882, Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 37.

Derselbe, 1887, Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Eine kritische Zusammenfassung neuerer und älterer Forschungsergebnisse. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 2.

Derselbe, 1893, Ueber Ophryotrocha puerilis Clap.-Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (Harpochaeta cingulata nov. gen., nov. spec.). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.

Korschelt, E. u. Heider, K., 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena.

Kostanecki, K., 1898, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 51.

Derselbe, 1906, Ueber die Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 68.

Lang, A. 1884, Die Polycladen. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Bd. 11.

Lange, A., 1913, Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Kritisches Sammelreferat. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 6.

Mälsen, H. v., 1906, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 69.

Metschnikoff, E., 1866, Apsilus lentiformis, ein Rädertier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16.

Derselbe, 1881, Untersuchungen über Orthonectiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35.

Meyer, E., 1887, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7.

Derselbe, 1901, Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 14.

Morgan, T. H., 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exper. Zool., Vol. 7.

Müller-Calé, C., 1913, Ueber die Entwicklung von Cypris incongruens. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 36.

Nachtsheim, H., 1913, Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). Arch. f. Zellforsch., Bd. 11.

Derselbe, 1914, Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. 21.

Derselbe, 1915, Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen? Eine Kritik der Anschauungen O. Dickels über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl., Bd. 35.

Nelson, J. A., 1904, The early development of Dinophilus: A study in cell-lineage. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 56.

Derselbe, 1907, The morphology of Dinophilus Conklini n. sp. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, Vol. 59.

Obst, P., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 66.

Oschmann, A., 1914, Beitrag zum Studium der Zellverschmelzung und der zellulären Erscheinungen. I. Teil: Die Ovogenese von Tubifex (Ilyodrilus) bavaricus. Arch. f. Zellforsch., Bd. 12.

Plate, L., 1887, Ueber einige ektoparasitische Rotatorien des Golfs von Neapel. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7.

Prowazek, S., 1900, Zur Entwickelungsgeschichte des Wurmes Dinophilus apatris. Naturw. Wochenschr., Bd. 15.

Repiachoff, W., 1886, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Dinophilus gyrociliatus O. Schmidt. Zapiski Nowoross. Obschestwa Estes., T. 10. (Russisch).

Reuter, E., 1907, Ueber die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis graminum (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Festschr. f. Palmén, Bd. 1, Helsingfors.

Roux, W., 1905, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entwickelungsmech. d. Org., Heft 1.

Schaxel, J., 1913, Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge. II. Die abnorme Furchung von Aricia fœtida Clap. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 35.

Schimkewitsch, W., 1895, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom Weißen Meere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59.

Schleip, W., 1912, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 3.

Schmidt, O., 1848, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer, gesammelt auf einer Reise nach den Färöern. Jena.

Derselbe, 1857, Zur Kenntnis der Turbellaria rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, math. naturw. Kl., Bd. 23.

Seiler, J., 1914, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. f. Zellforsch., Bd. 13.

Shearer, C. 1906, On the structure of the nephridia of Dinophilus. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 50.

Derselbe, 1911, The problem of sex-determination in Dinophilus gyrociliatus. Journ. of the Mar. Biol. Assoc., Vol. 9.

Derselbe, 1912, The problem of sex determination in Dinophilus gyrociliatus. Part. I. The sexual cycle. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 57.

Stiasny, G., 1910, Dinophilus apatris forma tergestina. Zool. Anz., Bd. 35.

Trinci, G., 1906, Studii sull' oocite dei Celenterati durante il periodo di crescita. Arch. di Anat. e di Embr., Vol. 5.

Weldon, W. F. R., 1886, On Dinophilus gigas. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 27.

Wheeler, W. M., 1895, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum, Leuckart. Journ. of Morph., Vol. 10.

Derselbe, 1897, The maturation, fecondation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart. Arch. de Biol., Vol. 15.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren der Tafeln III—V wurden unter Benutzung des Abbéschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe und bei 160 mm Tubuslänge entworfen.

Tafel II.

Alle Figuren der Tafel II sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

Fig. 1. Weibchen und Männchen von Dinophilus apatris während der Begattung. Das Weibchen hat den Kokon aufgerissen und ist im Begriffe, ihn zu verlassen. Vergrößerung: ca. 300fach.

Fig. 2. Männchen von Dinophilus apatris. Vergrößerung: ca. 1000fach.

Fig. 3. Geschlechtsreifes Weibchen von Dinophilus apatris. Vergrößerung: ca. 110fach.

Fig. 4. Weibchen von Dinophilus apatris während der Eiablage. Im Kokon, der eben gebildet wird, zwei Weibcheneier und ein Männchenei. Vergrößerung: ca. 75fach.

Fig. 5. Kokon von Dinophilus apatris mit fünf Weibchen- und zwei Männcheneiern. Bei einzelnen Eiern sind die Richtungskörper sichtbar. Vergrößerung: ca. 120fach.

Tafel III.

Alle Figuren der Tafel III wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsokular 12 gezeichnet.

Fig. 6. Querschnitt durch einen männlichen Embryo von Dinophilus. Oben die „lichtbrechenden Körnchen", in der Mitte der Hoden. Hoden mit Spermatogonien, zum Teil in Teilung.

Fig. 7. Schräger Querschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit Synapsis-Stadien.

Fig. 8. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit Spermatozytenteilungen und Spermatiden, unten der Penis.

Fig. 9. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit jungen Spermatiden.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen männlichen Embryo. Hoden mit älteren Spermatiden, Umwandlung der Spermatiden in die Spermatozoen.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Männchen von Dinophilus. Der Hoden enthält nur fertige Spermatozoen. Das Männchen lag noch im Kokon, das Weibchen, das sich in dem gleichen Kokon entwickelt hatte, war bereits ausgeschlüpft. Die Begattung hat wahrscheinlich im Kokon stattgefunden, neben dem Männchen liegen einige Spermatozoen.

Fig. 12. Geschlechtszellen eines weiblichen Embryos von Dinophilus. Ovogonien und Ovogonienmitosen.

Fig. 13. Geschlechtszellen eines eben ausgeschlüpften Weibchens. Ovogonien und Ovogonienmitosen.

Fig. 14. Spermienpaket in einem eben ausgeschlüpften Weibchen neben dem Ovar.

Fig. 15. Ovar eines jungen Weibchens mit Ovogonien und Ovogonienmitose sowie zwei Spermapaketen rechts und links.

Fig. 16 und 17. Ovogonien und Ovogonienmitosen.

Fig. 18. Junge Ovozyten mit Synapsis-Stadien.

Fig. 19. Heranwachsen der Ovozyten, Verschmelzungsperiode, zwischen den Ovozyten einzelne Spermatozoen.
Fig. 20. Ovozyte mit intaktem und degenerierendem Kern.
Fig. 21. dto., weiter vorgeschrittenes Stadium der Degeneration.
Fig. 22. Ovozyte mit zwei Kernen und letztem Rest eines gefressenen Kernes.
Fig. 23. Die Ovozyten nach der Verschmelzungsperiode, zwischen ihnen Spermatozoen.
Fig. 24. Ovozytenkern mit knospender Karyosphäre.
Fig. 25. dto. mit zwei Karyosphären.
Fig. 26. dto., Beginn der Auflockerung der Karyosphären.
Fig. 27. dto., Herausdifferenzierung der biskuitförmigen Tetraden.
Fig. 28. dto. (Männchenei), Aufquellen der Tetraden.
Fig. 29. dto. (Weibchenei), Auflockerung der Tetraden.
Fig. 30. dto. (Weibchenei), Diakinese.
Fig. 31. dto. (Männchenei), dto.
Fig. 32. dto. (Weibchenei) mit Retikulum.

Tafel IV.

Alle Figuren der Tafel IV wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und außer Fig. 34 mit Kompensationsokular 12, Fig. 34 mit Kompensationsokular 6 gezeichnet. Bei der Reproduktion wurden sämtliche Figuren auf ⅔ verkleinert.

Fig. 33. Weibchen- und Männchenei im Ovar, Dotterbildung, in jedem Ei das Spermatozoon.
Fig. 34. Querschnitt durch ein Weibchen mit Weibchen- und Männchenei.
Fig. 35. Weibchen- und Männchenei im Ovar. Im Weibchenei Ausbildung der ersten Reifungsspindel, neben dem Kern mit den beiden Zentrosomen der ausgetretene Nukleolus, am Rande des Eies der männliche Vorkern. Im Männchenei Aequatorialplatte der ersten Reifungsspindel, daneben der männliche Vorkern.
Fig. 36. Weibchenei im Ovar, erste Reifungsspindel (Metaphase) im Zentrum des Eies, darüber die Ueberreste des Nukleolus.
Fig. 37. Männchenei im Ovar, erste Reifungsspindel (Metaphase) im Zentrum des Eies, daneben die Ueberreste des Nukleolus und der männliche Vorkern.
Fig. 38. Männchenei nach der Ablage, die erste Reifungsspindel wandert an die Eioberfläche, im Innern der männliche Vorkern.
Fig. 39. Männchenei, erste Reifungsspindel in Anaphase, im Innern der männliche Vorkern.
Fig. 40. Weibchenei nach der Ablage, Abschnürung des ersten Richtungskörpers, im Innern der männliche Vorkern.
Fig. 41. Weibchenei, Karyomeritenbildung nach der ersten Reifungsteilung, am Rande der erste Richtungskörper, im Innern der männliche Vorkern.
Fig. 42. Weibchenei, Karyomeritenbildung nach der zweiten Reifungsteilung, am Rande die beiden Richtungskörper, im Innern der männliche Vorkern.

Tafel V.

Alle Figuren der Tafel V wurden mit Zeiß' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsokular 12 gezeichnet.

Fig. 43. Weibchenei, die Karyomeriten des weiblichen Vorkernes und der männliche Vorkern vor der Kopulation, am Rande die beiden Richtungskörper, von denen der erste sich zu teilen beginnt.

Fig. 44. Weibchenei, Kopulation der Vorkerne, am Rande die beiden Richtungskörper, der erste in Teilung.

Fig. 45. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Metaphase.

Fig. 46. Männchenei, zweite Reifungsteilung, beginnende Anaphase, am Rande der erste Richtungskörper, im Innern der männliche Vorkern.

Fig. 47. Männchenei, die Karyomeriten des weiblichen Vorkernes und der männliche Vorkern vor der Kopulation, am Rande die beiden Richtungskörper.

Fig. 48. Männchenei, Kopulation der Vorkerne, am Rande die beiden Richtungskörper, der erste in Teilung.

Fig. 49. Männchenei, zwei Blastomeren.

Fig. 50. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Telophase.

Fig. 51. Weibchenei, erste Furchungsteilung, Zelldurchschnürung mit Ringbildung, in der kleineren Blastomere ein Richtungskörper.

Fig. 52. Weibchenei, zwei Blastomeren, Beginn der zweiten Furchungsteilung, in der größeren Blastomere Metaphase, in der kleineren Prophase.

Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolmes. (Proteus anguineus.)

I. Teil.

Die Spermatocytogenese.

(Untersuchungen, ausgeführt mit Unterstützung aus der Samsonstiftung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften in München.)

von

H. Stieve, Leipzig.

Hierzu Tafel VI—XII und 16 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Noch kaum ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seitdem unsere Vorstellungen über die Reifung der Geschlechtszellen und die Befruchtung des Eies durch die bahnbrechenden Untersuchungen hauptsächlich der deutschen Forschung tatsächliche Grundlagen erhalten haben und dadurch aus dem Bereiche der reinen Spekulation gerissen wurden. Die tiefgreifenden Veränderungen, welche die chromatische Substanz der Kerne während der erwähnten Vorgänge durchmacht, waren es, die das Augenmerk der Unter-

sucher zunächst auf sich ziehen mußten und in rascher Aufeinanderfolge erschienen die Arbeiten, welche das Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Keimzellen bei den verschiedensten Tier- und Pflanzenarten schilderten. Allein trotz der großen Zahl der bis auf den heutigen Tag über diesen Gegenstand erschienenen und immer noch neu erscheinenden Untersuchungen konnte gerade in der Frage nach der Bedeutung der Chromosomen noch keine Einigung erzielt werden, im Gegenteil, je mehr Arten des Tier- und Pflanzenreiches in den Bereich unserer Kenntnis einbezogen wurden, desto verwickelter erschienen die Verhältnisse, denn fast mit jeder neuen Arbeit wurden auch neue Befunde mitgeteilt, die sich mit den bisher bekannten nicht oder nur sehr schwer in Einklang bringen ließen.

So widersprechend nun aber die von den einzelnen Forschern mitgeteilten Ergebnisse auch sein mögen, in der einen grundlegenden, zuerst von van Beneden (1883) ermittelten Tatsache stimmen alle überein, daß nämlich in den reifen, befruchtungsfähigen Geschlechtszellen die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte der für die betreffende Art vorhandenen Normalzahl herabgesetzt wird und sich erst durch den Vorgang der Befruchtung wieder als Folge der Vereinigung des Ei und Samenkernes zur Normalzahl ergänzt.

Ueber die Art und Weise aber, auf welche diese Reduktion vor der Befruchtung erfolgt, bestehen auch heute noch in der Hauptsache zwei grundverschiedene Anschauungen. Ein Teil der Forscher, unter ihnen besonders O. Hertwig und R. Fick erblickt in den Chromosomen keine „Individuen", sondern nur ganz vorübergehende Bildungen der chromatischen Substanz, welche während der Kernteilungen einzig und allein aus „taktischen Gründen" auftreten und während der Kernruhe stets im Gerüste des Kernes aufgelöst werden, verschwinden, um bei der neuen Mitose wieder von neuem zu entstehen. Sie vermuten in der Reduktion in erster Linie ein Mittel zur Halbierung der Gesamtmasse des Chromatins, die nach der Anschauung O. Hertwigs (1915 u. a. a. O.) und Platners (1885, 1889) dadurch zustande kommt, daß zwischen den beiden Reifungsteilungen das Ruhestadium ausfällt, aus welchem Grunde das Chromatin keine Gelegenheit hat, seine Masse durch neues Wachstum auf die der betreffenden Art zukommende Normalmenge zu ergänzen. Ganz abgesehen aber davon, daß der Ausfall des Ruhestadiums bisher lediglich für die weiblichen

Keimzellen mit Sicherheit erwiesen ist, über die Samenzellen liegen eine ganze Reihe von Beobachtungen vor, welche ein, wenn auch nur zu kurzes Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen beschreiben, würde durch den von O. Hertwig angenommenen Vorgang wie das schon Boveri (1892) eingewendet hat, einzig und allein die Halbierung der Masse nicht aber die gleichzeitige Halbierung der Chromosomenzahl erklärt.

In offenkundigem Gegensatz zu dieser Anschauung steht die Ansicht einer ganzen Reihe von anderen Untersuchern, die in den Chromosomen selbständige Individuen erblicken, welche ihre Individualität auch während der Kernruhe bewahren und in dieser Zeit nur scheinbar verschwinden, das heißt lediglich mit unseren Untersuchungsmitteln nicht nachzuweisen sind. Die Anhänger dieser Richtung erblicken in der Reduktion ein Mittel um die Verdoppelung der Chromosomenzahl, die ohne sie bei jeder Befruchtung erfolgen müßte, zu verhindern.

Eine erhöhte Bedeutung erhielt die ganze Frage, als durch die Entdeckung der Mendelschen Regel das Verhalten verschiedener, allerdings meist nur unwichtiger, die Farbe oder äußere Form betreffender Eigenschaften bei der Vererbung erklärt wurde und es sich im Anschluß daran zeigen ließ, daß eben diese Erscheinungen in den Vorgängen der Reduktion ihre restlose Erklärung finden. Hatten schon vorher eine Reihe der namhaftesten Forscher, unter ihnen besonders Weismann die Chromosomen als ausschließliche Träger der Vererbung betrachtet, so fand diese Anschauung in der Mendelschen Regel eine wesentliche Stütze. Allerdings führten die tiefgreifenden nachweisbaren Veränderungen, welche die Kernstrukturen während der Reifung der Geschlechtszellen im Gegensatz zum Protoplasma erfahren wohl zeitweise im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Gesamtmenge des Chromatins in beiden Keimzellen gleich groß, die des Protoplasmas aber sehr verschieden ist, zu einer starken Ueberschätzung der Rolle, die den Kernen bei der Vererbung zukommt. Erst die Untersuchungen der allerneuesten Zeit haben gelehrt, daß auch das Plasma eine wichtige Rolle beim Befruchtungsvorgang spielt und diese Beobachtungen lassen es auch wahrscheinlich erscheinen, daß zahlreiche, vielleicht sogar die allerwichtigsten Eigenschaften nicht durch den Kern, sondern durch das Plasma und zwar besonders durch das der Eizelle auf die Nachkommen übertragen werden.

Wie dem aber auch sei, ob nun die Chromosomen wichtige oder unwichtige Eigenschaften übertragen, ob sie die ausschließlichen oder nur teilweisen Träger der Vererbung sind, jedenfalls steht und fällt die Frage danach, ob sie überhaupt irgendwie als Träger der Vererbung in Betracht kommen mit ihrer Individualität. Ist es doch ganz klar, daß eine bestimmte Erscheinung nur dann von einem einzelnen Formelement als solchem durch die Reihe der Generationen getragen werden kann, wenn dieses Gebilde selbst, in diesem Falle das einzelne Chromosoma, während der ganzen Zeit erhalten bleibt.

Bekanntlich war es ja Rabl (1886), der zuerst die Theorie der Chromosomenindividualität aufstellte, seine Annahme wurde von Boveri (1888) weiter ausgebaut, durch äußerst eingehende und genaue Untersuchungen gefördert und erhielt erst dadurch die hohe Bedeutung die ihr heute zukommt. Eine sehr wesentliche Stütze bekam die Theorie durch die Untersuchungen Rückerts (1892), welcher bei Selachiern zeigen konnte, daß die Chromosomen während der ganzen Entwicklung des Keimbläschens trotz der mannigfaltigsten Veränderungen, die ihre äußere Form in dieser Zeit durchmacht, als selbständige, stets voneinander abgrenzbare Individuen erhalten bleiben, daß also die Gebilde, deren Zahl durch die Reifungsteilungen halbiert wird, die nämlichen sind, welche aus der letzten Oogonienteilung hervorgingen. Rückert bewies demnach die Kontinuität der Chromosomen während der Eientwicklung und diese bildet eine Vorbedingung für die Rabl-Bovericsche Individualitätstheorie. Denn es ist einleuchtend, daß in erster Linie der Nachweis erbracht werden mußte, daß die Chromosomen während der ganzen Ei- und Samenreife selbständig erhalten bleiben, war er unmöglich, so hatte auch die Untersuchung der weit schwierigeren Frage, ob die Chromosomen das Ruhestadium des Kernes überdauern, keinen Sinn mehr, denn wie sollten irgendwelche Eigenschaften durch Gebilde auf die Nachkommen übertragen werden, die zwar während des ganzen Lebens erhalten bleiben, aber kurz vor der Befruchtung, gerade dann, wenn die fragliche Fähigkeit so recht in Erscheinung treten müßte sich vollkommen auflösen, um erst später wieder neu zu erstehen?

Der Nachweis der Chromosomen in Ruhekernen ist bis heute noch nicht geglückt, ihre Individualität bildet auch jetzt noch eine unbewiesene Annahme, die allerdings sehr viel Wahrschein-

lichkeit für sich hat. Dagegen kann die Kontinuität während der Ei- und wahrscheinlich auch der Samenentwicklung wenigstens für eine ganze Anzahl von Arten als sicher bewiesen gelten, für andere erscheint sie äußerst wahrscheinlich, umsomehr, nachdem ich durch ausgedehnte Versuche am Haushuhne (1918 a) zeigen konnte, daß alle Oocyten, in deren Kernen die Chromosomen mehr oder weniger zerfallen, beziehungsweise ganz verschwunden sind, nichts anderes darstellen, als Follikel im ersten Stadium der Rückbildung. Diese kann durch äußere, ungünstige Verhältnisse bedingt sein, sie kann aber auch einen physiologischen Vorgang darstellen, denn in allen Ovarien finden sich bei allen Tierarten, soweit sich dies bis jetzt übersehen läßt, zu jeder Jahreszeit, bald vereinzelt, bald in größerer Menge atretische Follikel, bei denen die Rückbildung durch Zerfall des Chromatins eingeleitet wird (Stieve 1918 c). Das Verschwinden der Chromosomen bedeutet also stets den Untergang der betreffenden Zelle und es ist deshalb nicht angängig, derartige Rückbildungsvorgänge einzig und allein auf Grund der Tatsache, daß sie sich innerhalb der Ovarien nachweisen lassen in den normalen Entwicklungsgang der Keimzellen einzureihen, wie dies leider bisher schon oft geschehen ist.

Bekanntlich haben ja Carnoy und Lebrun (1897—1903) auf Grund ihrer am Urodelenei ausgeführten Beobachtungen in erster Linie die Lehre von der Kontinuität der Chromosomen bekämpft. Lubosch (1902) hat ihre Untersuchungen nachgeprüft und zum Teil bestätigt, zum Teil widerlegt. Das Ergebnis seiner Arbeit war nämlich folgendes: Wir haben zwei Arten von Chromosomen zu unterscheiden, solche an denen sich die Continuität einwandfrei nachweisen läßt, und solche die während der Eientwicklung mehrmals aufgelöst, zum Teil auch in Nucleolen umgewandelt werden und schließlich wieder vollkommen neu entstehen. Durch diesen versuchten Ausgleich der entgegengesetzten Befunde hatte die Lehre von der Kontinuität der Chromosomen scheinbar ihren letzten Stoß erhalten, da durch ihn ja wahrscheinlich gemacht wurde, daß es rein dem Spiel des Zufalls unterworfen sei, ob wirklich ein Chromosoma während der ganzen Eientwicklung erhalten bleibe oder nicht. Aber ganz abgesehen davon, daß die betreffenden Untersuchungen durch die gründlichen Arbeiten von Born (1892, 1894) schon früher, später durch die von Janssens (1904) widerlegt wurden, haben weder Carnoy und Lebrun

noch auch Lubosch die Rückbildungsvorgänge in den Ovarien, die sicherlich bei den Amphibien eine besonders große Rolle spielen auch nur im geringsten berücksichtigt. Schon aus diesem Grunde können ihre Untersuchungen heute nicht die geringste Beweiskraft mehr besitzen, solange sie nicht von diesem neuen Gesichtspunkt aus nachgeprüft wurden. Lubosch legt zwar später (1913) Gewicht darauf, daß er seine Beobachtungen nur an frisch gefangenen Tritonen ausgeführt habe, er prüfte sie sogar später nochmals nach, hat aber auch dabei die physiologischen Rückbildungsvorgänge in keiner Weise berücksichtigt, weshalb auch seinen letzten Untersuchungen keine höhere Bedeutung zukommt als seinen früheren.

Nach allem Vorhergesagten erschien es wohl eine dankenswerte Aufgabe, die Eientwicklung der Urodelen von neuen Gesichtspunkten aus einer eingehenden Prüfung zu unterziehen, und zwar mußte der Olm (Proteus anguineus Laur.) wegen der Größe seiner Zellelemente offenbar ein sehr geeignetes Objekt für solche Arbeiten bieten. Bei der hohen Wertschätzung, die dieses Tier sonst von seiten der Histologen wegen seiner im ganzen Tierreiche einzig dastehenden Größe der Zellelemente genießt, nicht umsonst wird es häufig als histologisches Schatzkästlein bezeichnet, und bei der großen Aufmerksamkeit, die seinen Lebensgewohnheiten im übrigen von den Biologen zugewendet wird, erscheint es geradezu erstaunlich, daß gerade seine Keimzellen bisher noch kaum beachtet wurden. Die Spermatogenese ist noch völlig unbekannt, nur eine kurze Mitteilung Heidenhains (1900) beschäftigt sich mit den Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen, ohne die Entwicklungsvorgänge im einzelnen zu beobachten. Dagegen war die Eientwicklung schon zweimal Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen.

Die erste Arbeit stammt von V. Schmidt (1904), sie wurde aber, wie der Verfasser selbst angibt, an vollkommen unzureichendem Material ausgeführt, über dessen Herkunft keine näheren Angaben gemacht werden. Infolgedessen kann den zum Teil recht auffallenden Ergebnissen der sehr eingehenden Beobachtungen keinerlei höhere Bedeutung beigemessen werden, sie haben nur gezeigt, daß sich gerade in den durch ihre hervorragende Größe ausgezeichneten Keimzellen des Olmes die Entwicklungsvorgänge nicht in so übersichtlicher und leicht verständlicher Form abspielen, wie man sie ursprünglich wohl erwartet hatte.

In der richtigen Erkenntnis der Unvollständigkeit der betreffenden Arbeit hat es Jörgensen (1910) unternommen, die Untersuchungen von V. Schmidt nachzuprüfen. Auch er ging jedoch bei der Auswahl des Materials mit der gleichen Unvorsichtigkeit zuwege, wie sein Vorgänger, er untersuchte nur 5 Weibchen, die er nach langem Warten unmittelbar aus Adelsberg erhielt. Drei weitere Weibchen mußten, da sie offenbar als Folge längerer Gefangenschaft oder ungünstiger äußerer Bedingungen, denen sie vor der Erbeutung ausgesetzt waren, allerschwerste Rückbildungsvorgänge an den Ovarien zeigten, von den Untersuchungen ausgeschlossen werden. Allein auch von den ersten fünf Tieren konnte Jörgensen nicht mit Sicherheit sagen, wie lange sie vor der Konservierung unter unnatürlichen Bedingungen gelebt hatten. Auf jeden Fall war eine geraume Zeit seit ihrem Fang verstrichen bis sie in seine Hände gelangten und er hatte es wohl in erster Linie dem Zufall zu verdanken, wenn er in ihren Ovarien nicht so schwere Rückbildungsvorgänge antraf, als sein Vorgänger. Immerhin aber waren die vorgefundenen Bilder merkwürdig genug und bereiteten Jörgensen selbst schweres Kopfzerbrechen. Durch weitausschweifende Erörterungen suchte er die Lücken, die in der Unvollständigkeit des Materials gelegen waren, auszufüllen, war er doch von der Kontinuität der Chromosomen überzeugt und konnte sie an seinen Präparaten nicht nachweisen. Er beging deshalb eine Petitio principii, wie ihm schon oft genug vorgeworfen wurde, indem er folgerte: Weil die Chromosomen die Träger der Vererbung sind, deshalb müssen sie selbständige, kontinuierliche Gebilde sein, die ihre Individualität während der ganzen Eientwicklung bewahren. Wenn sie also eine Zeitlang für uns nicht nachweisbar sind, dann ist ihr Verschwinden nur ein scheinbares, in der Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmethoden begründetes. Da jedoch die Annahme, daß die Chromosomen tatsächlich die Träger der Vererbung sind, noch nicht bewiesen ist, so dürfen wir auf sie keinesfalls irgendwelche Theorien aufbauen, im Gegenteil, wir wollen ja aus dem Verhalten der Chromosomen während der Reifung der Geschlechtszellen Anhaltspunkte für die ihnen zukommenden Eigenschaften gewinnen. Denn wie schon erwähnt, ist die Kontinuität der Chromosomen die Vorbedingung für die Möglichkeit einer Uebertragung von Eigenschaften durch sie.

Wohl das wichtigste Ergebnis, das die Untersuchungen Jör-

gensens gezeitigt hatten war der Nachweis, daß tatsächlich einige der Kernformen, die V. Schmidt in die normale Oogenese einreihte, nichts anderes sind als Rückbildungsformen, wahrscheinlich verursacht durch die schädigenden Einflüsse des Gefangenlebens. Ein solcher Einfluß war bis dahin so gut wie unbekannt oder wenigstens unbeachtet geblieben, auch Jörgensen maß ihm keine höhere Bedeutung bei. Und doch hätten ihm die Ergebnisse seiner Untersuchungen einen Fingerzeig geben müssen, wie ungeheuer empfindliche Gebilde die Keimzellen sind, und zwar sind es in erster Linie die Strukturen des Kernes, also die Chromosomen, die durch scheinbar unbedeutende Veränderungen im äußeren Leben des Individuums in der tiefgreifendsten Weise verändert werden. Hier lag der Weg offen, die Frage nach der Kontinuität der Chromosomen von einem vollkommen neuen Gesichtspunkt anzugehen und wie meine Beobachtungen an Hühnern (1913, 1818 a) und an Dohlen gezeigt haben und weitere Untersuchungen sicher noch zeigen werden, auch zu lösen.

Die eingehende Untersuchung der Entwicklung der Keimzellen des Olmes erschien also eine viel Erfolg versprechende, dankenswerte Aufgabe, sie führte in bezug auf die Spermatogenese auf vollkommen unerforschtes Gebiet. Jedoch auch eine neue Bearbeitung der Oogenese unter Berücksichtigung der erwähnten Gesichtspunkte erschien wünschenswert, denn wenn hier die Verhältnisse auch sicher nicht ganz einfach lagen, so mußte doch nachgesehen werden, inwiefern die merkwürdigen, von Jörgensen beschriebenen Formen natürlichen Bildern entsprechen oder lediglich Rückbildungsvorgänge darstellen, welche sich aus physiologischen oder pathologischen Gründen, zum Teil als Folge der veränderten äußeren Bedingungen an den Ovarien abspielen.

Die erste Anregung zu diesen Untersuchungen erhielt ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Rückert in München, dem ich auch an dieser Stelle für seinen erfahrenen Rat meinen verbindlichsten Dank ausspreche. Desgleichen bin ich der Kgl. Bayr. Akademie der Wissenschaften in München zu Dank verpflichtet, die mir einen namhaften Betrag aus der Samsonsstiftung zur Förderung meiner Untersuchungen zur Verfügung stellte.

Ursprünglich hatte ich nur die Absicht, die Eientwicklung des Olmes zu bearbeiten, ich entschloß mich aber bald, zuerst mein Augenmerk der Samenentwicklung zuzuwenden, da ich sie an meinem

Material lückenlos verfolgen konnte und da sich aus ihr wichtige Rückschlüsse auf die Oogenese ziehen lassen. Zudem ist die Samenentwicklung ja noch nicht bearbeitet. Meine Untersuchungen begannen im Frühjahr 1914 und wurden durch den Krieg häufig auf Jahre unterbrochen. Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Spermatocytogenese habe ich in einer vorläufigen Mitteilung (1918 b) kurz mitgeteilt.

Material und Technik.

Alle diesen Untersuchungen zugrunde liegenden Olme beschaffte ich mir selbst während eines längeren Aufenthaltes in Adelsberg im Frühjahr 1914, beziehungsweise, ich ließ sie mir an Ort und Stelle durch einen Olmjäger besorgen, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß der betreffende Mann mir wirklich nur freilebende und nicht längere Zeit gefangen gehaltene Tiere verschaffte [1]). Besonderen Wert legte ich auch darauf, daß die Olme unmittelbar von ihren natürlichen Aufenthaltsorten stammten und nicht vor der Gefangennahme an irgendeinem Grottenwinkel abgeschlossen oder durch Hochwasser an Plätze versprengt waren, welche ihnen nicht die zu ständigem Gedeihen notwendigen Bedingungen boten. Meine Beobachtungen, die ich dabei über das Freileben und die Art der Fortpflanzung des Olmes ausführen konnte, habe ich an anderer Stelle mitgeteilt (1919), weshalb ich hier nicht mehr näher auf sie einzugehen brauche. Im Gegensatz zu Kammerer (1912), halte ich aber die Oviparität, nicht die Viviparität für die gewöhnliche Art der Fortpflanzung des Olmes.

Im ganzen erhielt ich 27 männliche Olme, deren Hoden ausnahmslos in Schnittserien zerlegt und untersucht wurden. Bei 22 von ihnen befanden sich die Keimdrüsen im Ruhezustand, bei den 5 übrigen waren alle Entwicklungsstadien bis zu reifen Spermatozoen vorhanden. Auffällig war dabei der große Unterschied im Entwicklungszustand der Hoden der einzelnen Tiere, der fast den Eindruck erweckte, als ob die Fortpflanzung des Olmes nicht an eine bestimmte Jahreszeit gebunden sei. In den unterirdischen

[1]) Ein Exemplar, das lange Zeit in Gefangenschaft gehalten war erhielt ich durch die liebenswürdige Vermittlung des bekannten Münchner Serpetologen H. Sellmayr, dem ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Höhlen herrschen ja jahraus, jahrein die nämlichen Bedingungen, so daß einer solchen Annahme nichts im Wege steht. Die Versuche Kammerers, welche eine gewisse Periodizität der Brunstperiode für den Olm zeigen, beziehen sich nur auf Befunde an gefangenen Tieren und besitzen deshalb keine Beweiskraft. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Proteen befand sich, wie eben erwähnt, der Hoden vollkommen im Ruhezustand, bei vieren zeigte er mehr oder weniger weit fortgeschrittene Entwicklung, bei einem befand er sich auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit, bei ihm konnte ich auch massenhaft Spermatozoen in den ableitenden Samengängen nachweisen. Einige der Tiere hatten die Brunstperiode kürzere oder längere Zeit hinter sich, bei ihnen bildete sich der Ruhezustand wieder aus, bei einzelnen fanden sich noch reife Spermatozoen, jedoch keine Spermatocytenteilungen.

Das bearbeitete Material ist ein verhältnismäßig kleines und erfüllt vor allem nicht die Bedingung, die ich sonst als erste Grundlage für jede Untersuchung einer Ei- oder Samenentwicklung aufgestellt habe, daß sie nämlich die Verhältnisse während eines ganzen Jahres berücksichtigt. Wenn ich trotzdem schon jetzt zur Veröffentlichung meiner Untersuchungsergebnisse schreite, so bewegen mich dazu zwei Gründe: Erstens lassen sich die gewonnenen Bilder lückenlos, ohne Hilfshypothesen an einander reihen, die ganze Spermatogenese liegt klar vor, auch fand ich alle Stadien bei mehreren Individuen in größerer Anzahl, so daß ich sicher sein kann, nicht durch irgendwelche individuellen Verschiedenheiten oder Zufälligkeiten getäuscht worden zu sein. Zweitens wird es bei den jetzigen unruhigen Zeiten doch für lange Jahre hinaus unmöglich sein, frisch gefangene Olme zu bekommen. Aber auch die früher bestehenden günstigen Friedensverhältnisse vorausgesetzt, ist es nicht sicher, ob es jemals gelingen wird ein ganzes Jahr hindurch regelmäßig frisch gefangene Olme zu erhalten, ja man kann nicht einmal wissen, ob hier selbst jahrelang fortgesetzte Bemühungen zu dem gewünschten Ergebnis führen. Bekanntlich hatte ja Schreibers (1801—1819) zwei Jahre lang jeden Monat angeblich frisch gefangene Olme aus Adelsberg erhalten, unter diesen befand sich jedoch niemals ein vollkommen geschlechtsreifes Weibchen, über die Männchen werden keine näheren Angaben gemacht. Es bleibt also immerhin fraglich, ob ein zahlenmäßig größeres Material auch noch günstigere Objekte liefert, als sie mir während meines immerhin

recht langen Aufenthaltes in Adelsberg ein glücklicher Zufall in die Hände spielte.

Auf Grund der an zahlreichen Objekten gesammelten Erfahrungen müssen wir wohl sagen, daß trotz der ungeheuren Verbesserung, welche die histologische Technik gerade in den letzten Jahrzehnten erfahren hat, doch kein Fixierungsmittel allen Anforderungen entspricht d. h. die Gewebe genau in der Art und Weise erhält und ihren Bau für unsere Untersuchungen zugänglich macht, wie sie im Leben waren. Aus diesem Grunde ist es unbedingt notwendig, bei jeder Untersuchung, die sich mit der feineren Struktur der Zellen beschäftigt, mehrere, in ihrer Wirkung möglichst verschiedene Konservierungsmittel zu verwenden und die mit ihnen gewonnenen Ergebnisse zu vergleichen. Denn nur so wird es gelingen, Fixierungsartefakte wenigstens mit einiger Sicherheit von normalen Bildungen zu sondern. Ein schwerer Fehler ist es dagegen, wenn man, wie dies leider häufig genug geschehen ist, für die Untersuchung von Kernstrukturen nur ein einziges Konservierungsmittel anwendet, noch dazu eines von der Art des Flemmingschen Gemisches, über dessen Brauchbarkeit bekanntlich die Ansichten sehr stark auseinander gehen. Bei einem solchen Vorgehen vermag man nie festzustellen, ob eine Zellform, besonders wenn es sich bei ihr um ein etwas außergewöhnliches Bild handelt, tatsächlich den im Leben vorhandenen Verhältnissen entspricht oder lediglich ein Kunsterzeugnis ist. Finden sich dagegen die nämlichen Bilder bei Anwendung der verschiedensten Konservierungsmittel, die teils mehr quellende, teils mehr schrumpfende Wirkung besitzen, dann läßt sich wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß wir es mit tatsächlich vorhandenen Bildungen zu tun haben, besonders wenn sie in gleicher Weise durch verschieden wirkende Agentien erhalten werden.

Als hauptsächlichste Fixierungsmittel kamen in Anwendung:

1. konzentrierte wässerige Sublimatlösung, mit einem Zusatz von 5% Eisessig. Mit diesem Gemisch erzielte ich durchwegs die besten Ergebnisse; es dringt rasch und sehr tief ein, Kern und Protoplasma werden gleich gut erhalten, auch lassen sich bei vorsichtiger Ueberführung in stärkeren Alkohol und gründlicher Jodierung im Stück, alle Schrumpfungsvorgänge vermeiden. Weiterhin können die meisten Färbungen an den so behandelten Stücken gut ausgeführt werden.

2. Konzentrierte alkoholische Sublimatlösung. Sie erzeugt stärkere Schrumpfungen als die vorige, besonders im Protoplasma, liefert aber im großen und ganzen sehr brauchbare Bilder und eignet sich besonders gut zur Darstellung der Kernstrukturen.

3. Carnoy'sches Gemisch. (Alkohol 60%, Chloroform 30%, Eisessig 10%) lieferte ebenfalls recht brauchbare Ergebnisse, besonders was die Kernstruktur anbelangt. Das Plasma erscheint dagegen meist schlecht erhalten, häufig stark zerrissen, die Sphäre kaum darstellbar.

4. Pikrinsäure-Sublimat in dem von Rabl angegebenen gegenseitigen Mengenverhältnis. Es fixiert im allgemeinen gut, sowohl Kern als auch Plasmastrukturen, erschwert jedoch eine ganze Reihe von Färbungen, bzw. macht sie unmöglich, so besonders die Dreifachfärbung nach Flemming und die nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Da das Gemisch außerdem nicht die geringsten Vorzüge vor den unter 1—3 aufgeführten bietet, so läßt es sich leicht entbehren, besonders da die Weiterbehandlung der Schnitte bis zur unbedingt notwendigen völligen Entfernung der Pikrinsäure oft sehr lange Zeit in Anspruch nimmt.

Bei allen den obengenannten Flüssigkeiten wurden die guten Ergebnisse nur bei kalter Anwendung erzielt, wenn also das Fixierungsmittel Zimmertemperatur besaß. Bei heißer Anwendung, also bei Temparaturen von 25—50 Grad und darüber, wie sie ja bei Warmblütern oft recht schöne Erfolge zeitigt, waren die Ergebnisse durchweg wesentlich schlechter. Dies erklärt sich wohl daraus, daß die Gewebe des Olmes besonders wasserreich sind und deshalb durch die plötzliche Verbringung in heiße Flüssigkeiten zu stark irritiert werden, die Wasserabgabe ist eine sehr beträchtliche und wahrscheinlich ungleichmäßige und dadurch erklären sich die mit diesem Verfahren erzeugten schweren Zerreißungen und Schrumpfungen.

Weiterhin kam in Anwendung: 5. das Flemmingsche Gemisch, stark oder schwach, entweder bei Zimmerwärme oder aber bei einer Temperatur von 50 Grad. Die Ergebnisse die ich damit erzielte, waren durchweg schlecht. Gut fixiert erschienen lediglich die Kerne des Bindegewebes, auch der jüngsten Spermatogonien, außerdem die reifen Spermatozoen. Bei jedem mit diesem Gemisch konserviertem größeren Gewebsstück lassen sich jedoch drei Zonen unterscheiden, eine äußerste von etwa ½ mm Dicke, in der jegliche

feinere Zellstruktur zerstört ist, die Spermatogonien scheinen in einem homogenen Syncytium zusammenzuliegen, ebenso die Spermatocyten, ihre Kerne sind bläschenförmig, der Inhalt erscheint homogen, nur vereinzelte Chromatinbrocken oder während der Mitose die Chromosomen heben sich klar und scharf, fast wie Bakterien von der übrigen Masse ab. Die nächst tiefere Schicht ist meist besser erhalten und zeigt größtenteils ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Anwendung geeigneter Fixierungsflüssigkeiten, ihre Dicke ist verschieden, sie beträgt meist auch nur ein bis zwei Millimeter. Auf sie folgt dann wieder eine ganz schlecht erhaltene Schicht, deren Mächtigkeit sich nach der Größe der Gewebsstücke richtet.

Offenbar wirkt in der oberflächlichsten Lage die Osmiumsäure zu heftig ein und es kommt deshalb zu einer vollkommenen Zerstörung aller feineren Gewebstrukturen. Auf diese Tatsache hat schon Flemming selbst (1895) aufmerksam gemacht, er zeigte „daß nämlich an damit (mit Chromosmium-Essigsäure) fixierten Stücken die Kerne in der Peripherie ein ganz anderes Aussehen haben, als im Inneren, in dem sie an ersterer Stelle nur die Nucleolen, an letzterer nur die Chromatingerüste deutlich zeigen". Er führt diese Wirkung der Osmiumsäure auf feinste Ausfällungen zurück, welche das Chromatingerüst verdecken sollen und lehnt die schon von Rawitz (1895 b) geäußerte Ansicht, es handle sich um eine vollständige Zerstörung der Kernstruktur, mit der Begründung ab, daß sich auch in den oberflächlichsten Schichten das Kerngerüst häufig noch darstellen lasse, so besonders bei Anwendung von Eisenhaematoxylin, nur nicht in der gleichen Deutlichkeit wie in den tieferen Schichten. Flemming hält das Chromatingerüst der jüngsten Spermatogonien im Gegensatz zu demjenigen der Spermatocyten oder der Bindegewebszellen für zu zart, als daß es sich vermittels der Osmiumsäure darstellen ließe, glaubt vielmehr, daß es durch feinste, gleichmäßige Ausfällungen im Kernsaft verdeckt wird. Eine solche Verdeckung wäre aber wohl nur rein mechanisch denkbar und das ist nach meiner Ansicht unmöglich, denn auf Schnitten müßten dann an einzelnen Stellen stets noch die Chromatin und Lininfäden zum Vorschein kommen. Außerdem lassen sich aber in den oberflächlichsten Schichten der Präparate die Kernstrukturen auch mittels der Eisenhaematoxylinmethode nicht sichtbar machen, sie sind vielmehr trotz ihrer an gut fixierten Stellen

erkennbaren Stärke und Deutlichkeit vollkommen verschwunden und es liegt deshalb wohl der Gedanke nahe, daß es sich bei den vorgefundenen Bildern um eine chemische Zerstörung aller feineren Strukturen handelt, der nur die gröberen Klumpen und Brocken, gleichgültig ob dies nun Chromosomen, Nucleolen oder sonstige Einschlüsse im Kern und Protoplasma sind, widerstehen.

Wie dem aber auch sei, wir müssen mit dieser Wirkung der Chromosmiumessigsäure rechnen und müssen sie aus diesem Grunde im Gegensatz zu Jörgensen als ungeeignet zum Studium der feineren Kernstrukturen bezeichnen. Damit soll jedoch keineswegs bestritten werden, daß sie zu anderen Zwecken recht gute Dienste leisten kann, so besonders zur Anschaulichmachung der Fettsubstanzen und der Granula, wo sie durch kein anderes Mittel in geeigneter Weise ersetzt werden kann. Auch wenn es sich um die Feststellung der Zahl der Chromatinelemente während der Mitose handelt, ist sie recht gut zu verwerten, da sie alle anderen störenden Kernstrukturen entfernt und lediglich die Chromosomen, kleiner als bei sonstigen Fixierungsmethoden, dafür aber um so schärfer von der Umgebung abgesetzt, zur Anschauung bringt. Aber nur in diesen beiden Fällen will ich ihrer Verwendung das Wort reden, im übrigen können alle an flemmingfixierten Präparaten gewonnenen Ergebnisse nur dann verwertet werden, wenn sie mit den an anders konservierten Organen erhobenen Befunden übereinstimmen.

Ebenso schlechte Erfahrungen machte ich mit allen anderen Fixierungsmitteln, die gleichfalls Osmiumsäure, gleichgültig in welcher Konzentration enthielten. Sie zeigten durchwegs die nämlichen Fehler wie das Flemmingsche Gemisch ohne irgendwelche Vorzüge zu bieten. Leidlichen Erhaltungszustand, der immerhin eine Verwertung zu diesen Untersuchungen zuließ, zeigten dagegen die Hoden einiger Olme, die nach Eröffnung der Bauchhöhle ohne Herausnahme der Organe ganz in 96% Alkohol fixiert wurden. Sie boten ähnliche Bilder, wie die mit Carnoyschem Gemisch behandelten Gewebsstücke.

Die Weiterbehandlung nach der Fixierung war die gewöhnliche, die zur Darstellung der Fettmassen osmierten Stücke wurden der Anweisung Starkes (1895) entsprechend längere Zeit, bis zu 48 Stunden in ganz schwachem Alkohol belassen und erst dann in höherprozentigen überführt. Die Einbettung erfolgte in Paraffin

von 52 Grad Schmelzpunkt und in vereinzelten Fällen zu Kontrollzwecken in Celloidin, um festzustellen ob die bei der Paraffineinbettung nötige Erwärmung sich irgendwie störend geltend machte. Da ein solcher Einfluß jedoch nicht festgestellt werden konnte, kam die Celloidineinbettung wegen der größeren Umständlichkeit nur selten zur Anwendung. Die Stücke wurden in Schnittserien von 5—15 μ Dicke zerlegt und mittels Wassers aufgeklebt. Dabei entstanden allerdings häufig leichte Zerreißungen, bedingt durch die ungleichmäßige Ausdehnung des Paraffins auf der Oberfläche des leicht erwärmten Wassers. Dieser Uebelstand kann durch gewöhnliches Anheften der Schnitte mittels Eiweiß-Glycerins vermieden werden, er bietet jedoch keinerlei Nachteile bei der mikroskopischen Untersuchung, wo hingegen bei der Andrückungsmethode häufiger Falten und Unebenheiten entstehen, welche die Beobachtung nicht unwesentlich stören, ja sogar stellenweise unmöglich machen.

Von Färbungen kam die Stückfärbung mit Boraxkarmin zur Anwendung, die sehr gute Ergebnisse lieferte, dann die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode, mit der gleichfalls sehr klare und schöne Bilder erzielt wurden, sie bedurfte jedoch auch hier wegen der ihr anhaftenden Mängel der ständigen Nachprüfung an anders behandelten Objekten.

Prächtige und besonders klare Bilder lieferte auch hier wieder die Dreifachfärbung nach Flemming, die in folgender Weise zur Anwendung gebracht wurde. Die Stücke wurden in Sublimateisessig fixiert und gründlich jodiert. Die Schnitte wurden in der gewöhnlichen Weise in Wasser überführt und kamen dann für 24 Stunden in eine Safranin-Anilinlösung nach Babes. Durch Anwendung dieses Gemisches an Stelle der 1% Lösung in 50% Alkohol, wie Winiwarter und Sainmont (1912) sie vorschlagen, werden die in der Art des verwendeten Safranins begründeten Schwierigkeiten größtenteils ausgeschaltet. Nach kurzem Abspülen in Wasser kommen nun die Schnitte abermals für 24 Stunden in eine 1% wässerige Lösung von Gentianaviolett, werden hierauf in destilliertem Wasser mehrmals abgespült und gelangen dann für 15—30 Minuten in eine konzentrierte Lösung von Orange G. Hierauf erfolgt Abspülen in 50% Alkohol und dann Ueberführen in absoluten Alkohol, dem auf 100 ccm ein Tropfen einer 1% Salzsäurelösung zugesetzt ist. In ihm bleiben die Schnitte bis keine kräftigen Farbwolken mehr auftreten. Hierauf erfolgt die Ueber-

führung in reinen absoluten Alkohol, der mehrmals rasch hintereinander gewechselt werden muß, um alle etwa noch vorhandene Säure zu entfernen, dann in eine Mischung von gleichen Teilen Alkohol und Nelkenöl, in der die unter dem Mikroskop zu beobachtende Differenzierung erfolgt. Schließlich Uebertragung in reines Nelkenöl, Xylol und Einbetten in vollkommen säurefreien Balsam. Im großen und ganzen erfolgt die Färbung ähnlich, wie sie Winiwarter und Sainmont (1912) angeben, nur mit einigen Abänderungen. Sie ist ziemlich umständlich, jedoch nicht schwer auszuführen und liefert bei gutem Gelingen sehr schöne Bilder. Dann besitzt sie noch den Vorteil, daß sie eigentlich nicht völlig mißglücken kann, die gezeitigten Ergebnisse sind vielmehr stets so, daß alle Kernstrukturen klar und deutlich zutage treten, nur überwiegt bald mehr das Safranin, bald das Gentianaviolett und dementsprechend erscheinen die Chromosomen bei gutem Ausfall der Färbung, leuchtend rot, sonst violett. Was die Haltbarkeit betrifft, so kann ich mir ein abschließendes Urteil immer noch nicht erlauben, Präparate die vor nunmehr 18 Monaten angefertigt wurden, zeigen die Farben noch in der ursprünglichen Frische, es scheint aber, daß bei längerer Aufbewahrung, besonders wenn die Präparate stark dem Licht ausgesetzt waren und besonders dann, wenn nicht ganz einwandfreies Xylol oder Balsam verwendet wurde, doch ein Abblassen erfolgt. Dies darf jedoch kein Grund sein, die sonst so schöne und brauchbare Färbung, deren Ergebnisse aus Tafel 1 zu ersehen sind, als ungeeignet zu bezeichnen.

Wie schon erwähnt, wendete ich die Methode stets nach Fixierung mit Sublimateisessig an, ohne die Präparate, wie diese Winiwarter und Sainmont vorschreiben, noch in Chromosmium-Essigsäure zu bringen. Ein schlechterer Ausfall gegenüber Flemming-fixierten Stücken konnte dabei nicht festgestellt werden, im Gegenteil, so wurde die schädliche Einwirkung der Osmiumsäure, die sich selbst noch nach vorheriger anderweitiger Fixierung geltend macht, selbstverständlich ausgeschaltet.

Außerdem kamen noch zahlreiche Doppelfärbungen zur Anwendung, so besonders mit Safranin-Lichtgrün, dann die verschiedensten progressiven und regressiven Kernfärbemethoden und schließlich zur Darstellung der Nucleolen, noch die Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Sie lieferten durchwegs klare und schöne Bilder, was wohl in der beträchtlichen Größe der einzelnen

Zellelemente seine Begründung hat, die alle Unterschiede deutlich hervortreten läßt.

In dieser Hinsicht rechtfertigte der Olm also alle Hoffnungen, die ich in ihn gesetzt hatte, denn er übertrifft an Klarheit der Zellbilder wohl jedes andere Objekt. Die Größe der einzelnen Elemente, besonders im Hoden, ist ja nicht sehr viel beträchtlicher als bei Salamandra maculosa, jedoch wird die Uebersichtlichkeit wesentlich erhöht durch die geringe Zahl von Chromosomen. Diese beträgt nämlich nur 18, im Gegensatz zu 24 beim Feuersalamander (M e v e s 1897). Allerdings stößt die Feststellung dieser Zahl oft auf recht erhebliche Schwierigkeiten, die gerade in der beträchtlichen Größe der Zellen und Chromosomen begründet sind. Nur in Ausnahmefällen, d. h. bei der Polansicht der Spindel in der Aequatorialplatte, liegen alle Chromosomen auf einem Schnitt von 10—15 μ Dicke vereinigt und lassen so eine einwandfreie Zählung ohne weiteres zu. Meist mußte aber, da die Untersuchung dickerer Schnitte aus rein technischen Gründen nicht gut durchführbar war und die Chromatingebilde einer Zelle deshalb fast stets auf mehrere Schnitte verteilt lagen, zur Ermittlung der Zahl das Rekonstruktionsverfahren angewendet werden. Es wurden von der nämlichen Zelle 3—6, häufig auch noch mehr Skizzen, in verschiedenen Einstellungsebenen auf Pauspapier angefertigt. Durch Aufeinanderlegen dieser Zeichnungen gelang es dann meistens die gewünschte Klarheit zu erhalten und nur selten blieben undeutliche oder zweifelhafte Stellen übrig, welche die Beurteilung erschwerten.

In einem Punkte aber zeichnet sich der Olmhoden grundlegend vor allen anderen ähnlichen, wenigstens mir bekannten Objekten aus, nämlich in der Klarheit der Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien. Im reifen Hoden finden sich nämlich im einen Pol noch Spermatogonien, zum Teil in Teilung begriffen, im entgegengesetzten Pol aber reife Spermatozoen. Dazwischen liegen nun in den Ampullen und Cysten alle Uebergänge, welche die beiden Stadien miteinander verbinden und zwar in der Reihenfolge, wie sich die Spermatogenese abspielt. Man braucht daher nur den Hoden in der Richtung der „Entwicklungswelle“ von einem Pol zum anderen unter dem Mikroskop zu verschieben und sieht so die ganze Spermatogenese sich abwickeln. Irgendwelche Zweifel über die Seriation der Bilder können nicht aufkommen, abgesehen vielleicht von den Stadien, welche zwischen den beiden

Reifungsteilungen liegen, da sich hier die Vorgänge sehr rasch abspielen. Als Folge davon liegen hier nicht so viele Zellen vom gleichen Bau beieinander als in den übrigen Hodenpartien, in denen meist alle in einer Samenampulle vereinigten Gebilde sich im gleichen Entwicklungszustand befinden. Es können deshalb hier vielleicht manchmal leichte Bedenken über die Reihenfolge der Vorgänge auftauchen. Bei einiger Aufmerksamkeit und Erfahrung lassen sich jedoch auch an diesen Stellen Fehler leicht vermeiden und man kann deshalb ruhig sagen, daß der Olmhoden ein Objekt ist, an dem sich die Vorgänge der Spermatogenese in chronologischer Anordnung beobachten lassen, ähnlich wie vielleicht die letzten Vorgänge der Oogenese in den Eileitern mancher Tiere. Welch ungeheure Vorzüge gerade diese Tatsache bietet weiß jeder, der sich mit dem Studium der Samen- oder Eientwicklung irgendeiner Tierart eingehender beschäftigt hat.

Der mikroskopische Bau des Hodens.

Die Hoden der meisten untersuchten Olme befanden sich im Ruhezustand und unterschieden sich weder makroskopisch noch auch in Hinsicht auf den histologischen Bau wesentlich voneinander. Sie stellen 20—40 mm lange, etwa 1 mm dicke, fadenförmige, gelblich-weiße Gebilde dar, die beiderseits in der Bauchhöhle den kranialen Partien der Niere aufliegen. Eine Segmentierung oder sonstige Gliederung ist an ihnen nicht vorhanden, nur in ganz vereinzelten Fällen findet sich vor dem kranialen oder hinter dem kaudalen Pol noch ein kleiner 2—3 mm langer akzessorischer Hoden, als Zeichen der ursprünglich metameren Anlage des Organes, der mit dem Haupthoden durch einen dünnen Bindegewebsstrang vereint ist.

Auf Schnitten ergibt sich folgendes Bild: Durch das ganze Organ verläuft in der Längsrichtung eine kräftige Arterie, eingebettet in lockeres Bindegewebe. Aus diesem setzt sich auch das ganze Interstitium des Hodens zusammen, seine einzelnen Elemente sind größtenteils lange, spindelförmige Zellen mit verhältnismäßig kleinem Kern, der sich in seiner Form dem umgebenden Gewebe anpaßt. Er erscheint bald längsoval, bald mehr drei- oder viereckig, in seltenen Fällen kreisrund. Das Bindegewebe ist sehr reich an Kapillaren und Lymphspalten, es umschließt das eigentliche Hodenparenchym. Dieses besteht aus ovalen Ampullen, die mit ihrer

Längsachse senkrecht zur Längsachse des Hodens stehen, in ihnen finden sich die Spermatogonien nebst den zugehörigen Follikelzellen. Auf die Einzelheiten im Bau der Spermatogonien werde ich erst später zu sprechen kommen, meist sind es große Gebilde von 25—35 μ Durchmesser mit großem, kugelförmigen Kern, sehr häufig zeigen sie mehr oder weniger deutliche Anzeichen des Zerfalles. An einzelnen Stellen finden sich unter ihnen auch stets Bilder von Zellteilungen und zwar handelt es sich dabei ausschließlich um indirekte Mitosen.

Die Follikelzellen sind in ihrer Form und in bezug auf die Färbbarkeit den Elementen des Bindegewebes ähnlich, der Protoplasmaleib ist meist sehr klein, zeigt netzige Struktur und bei Sublimateisessig-Fixierung keinerlei Einlagerungen. Bei Flemmingfixierung findet man in ihnen fast stets vereinzelte größere oder ganze Haufen von kleineren Körnchen, die durch die Osmiumsäure geschwärzt sind, also Fett oder fettähnliche Substanzen darstellen. Der Kern ist groß, bald längsoval, bald mehr halbmondförmig oder dreieckig gestaltet. Die Follikelzellen passen sich in ihrer Form ganz dem umliegenden Gewebe an und schmiegen sich den einzelnen Spermatogonien, die sie umkleiden eng an, drängen sich auch wohl an verschiedenen Stellen zwischen zwei sehr naheliegenden Samenzellen und nehmen dabei die verschiedensten Gestalten an. Der Kern zeigt sehr deutliches Chromatingerüst, klaren Kernsaft und keinerlei Einlagerungen von Nucleolen oder ähnlichen Gebilden. Er ist in Hinsicht auf seine Struktur nicht von den Kernen der jüngsten Spermatogonien zu unterscheiden und es gelingt auch nicht festzustellen ob beide einer einzigen Gewebsart entstammen. Diese Frage ließe sich nur an embryonalem Material entscheiden. Jeder Spermatogonie sind drei bis vier Follikelzellen angelagert.

Wie schon erwähnt, finden sich unter den Spermatogonien stets einzelne, welche sich mitotisch teilen. Direkte Teilungen konnte ich nirgends beobachten, dagegen zahlreiche Spermatogonien mit gelappten, seltener ring- und hantelförmig gestalteten Kernen. Diese tragen meistens mehr oder weniger deutliche Zeichen des Zerfalles an sich. Ich halte deshalb alle diese Zellbilder im Gegensatz zu Meves für regressive Formen, will jedoch hier nicht näher auf sie eingehen, da ich erst in einer späteren Arbeit die physiologischen Rückbildungsvorgänge, die sich im Olmhoden nachweisen lassen, ausführlich schildern will.

Der Ausfall, der durch dieses ständige Zugrundegehen von Spermatogonien erzeugt wird, ist offenbar ein sehr kleiner, da der ganze Vorgang der Rückbildung sehr lange Zeit beansprucht und sich wohl über Monate, vielleicht über Jahre erstreckt. Er wird ausgeglichen durch die dauernd stattfindende Vermehrung, welche ihren Ausdruck findet in den in jedem Hoden vorhandenen Bildern der indirekten Zellteilung. Diese finden sich nur sehr vereinzelt im ganzen Organ zerstreut und betreffen niemals alle in einer Ampulle liegenden Spermatogonien, geschweige denn ganze Bezirke des Hodens.

Eine Massenvermehrung der Spermatogonien erfolgt erst, wenn die eigentliche Geschlechtsperiode beginnt. Bis dahin wird jede Spermatogonie von mehreren Follikelzellen umgeben. Nunmehr findet man jedoch alle Spermatogonien eines Hodenabschnittes in Teilung begriffen und mehrere Elemente im gleichen Stadium der Mitose zu einer Cyste vereinigt gemeinsam von Follikelzellen umgeben. Der Inhalt einer Cyste stammt also stets von einer einzigen Spermatogonie ab, ihre Vermehrung geht sozusagen rythmisch vor sich. Sie beginnt gewöhnlich am kranialen Pole des Hodens, wie dies auch M e v e s (1897) und N u ß b a u m (1906) für ihre Objekte nachweisen konnten, schreitet von da aus über das ganze Organ fort und hat eine sehr beträchtliche Volumszunahme zur Folge, da sich die einzelnen Ampullen sehr beträchtlich erweitern und besonders verlängern. Die Follikelzellen nehmen an der Vermehrung nicht oder nur in ganz geringem Maße teil. Sie entfernen sich während der Vergrößerung der Cysten mit ihren Kernen mehr und mehr voneinander, während ihr Plasmaleib sich abplattet und stark in die Breite gezogen wird. So schließen sie lange Zeit hindurch alle Cysten einer Ampulle vollkommen gegeneinander ab. Die Wand dieser letzteren besteht aus einer ziemlich dicken, äußerst blutgefäßreichen Bindegewebshülle, welche sie vom Stroma des Hodens deutlich abgrenzt. Diese Ampullen, oder besser gesagt Samensäckchen, bilden die eigentlichen Einheiten, aus denen sich jeder Hoden zusammensetzt. Sie liegen radiär gestellt, mit ihrer etwas breiteren Basis gegen die Oberfläche des Organes zu und ziehen sich gegen das bindegewebige Septum, in welchem die Hauptarterie verläuft, spitz aus, um schließlich in einen Ausführungsgang auszumünden. Dieser selbst ist von einfachem Zylinderepithel ausgekleidet. Jede Ampulle besitzt ihren besonderen Ausführungs-

gang, von denen sich mehrere wieder zu sekundären Gängen vereinigen. Die bindegewebige Hülle der Ampulle setzt sich unmittelbar in die Membrana propria der Ausführungsgänge fort.

Durch die Massenvermehrung der Spermatogonien erfährt jede Spermatocyste eine sehr beträchtliche Vergrößerung, als deren Folge dann auch die ganzen Samensäckchen wesentlich erweitert werden. Die Cysten behalten dabei ihre kugelige Form stets mehr oder weniger deutlich, sie verschieben sich jedoch in ihrer gegenseitigen Lage nach der Stelle des geringsten Druckes, also der Oberfläche des Hodens zu. Als Folge dieses Vorgangs werden die Ampullen in radiärer Richtung sehr beträchtlich erweitert, viel stärker als in querer Richtung. Sie verlieren dabei ihre ursprüngliche ovale Gestalt und stellen schließlich radiär gestellte, lange kegelförmige Gebilde mit peripherer Basis und zentraler in den Ausführungsgang mündender Spitze dar. Auf ihrer Verlängerung beruht in erster Linie die wesentliche Verdickung, die der Hoden in der Brunst erleidet. In den zentralsten Teilen der Samensäckchen, unmittelbar über der Einmündung in den Ausführungsgang finden sich stets, unabhängig vom Zustand des übrigen Ampulleninhaltes noch einige kleine Nester von großenteils in Degeneration begriffenen Spermatogonien, umgeben von ihren Follikelzellen, die Restspermatogonien Nußbaums. Sonst ist zu Beginn der Brunst die ganze Ampulle ausgefüllt von Gruppen sich teilender Spermatogonien und von Spermatocyten (Abb. 1).

Ob die Follikelzellen während dieses Vorganges gleichfalls eine Vermehrung erfahren oder nicht, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Mitosen konnte ich nur ganz ausnahmsweise in ihnen nachweisen. Jedenfalls, wenn überhaupt eine solche Vermehrung, wie sie Nußbaum an seinen Präparaten feststellte, regelmäßig stattfindet, dann hält sie auf keinen Fall mit der der Spermatogonien gleichen Schritt, sondern bleibt weit hinter ihr zurück. Denn am Ende der Vermehrungsperiode enthält eine Cyste etwa 64 oder 128 Spermatocyten, die von nur 4—6 Follikelzellen umgeben sind. Ein Kanal, der schließlich den reifen Spermatozoen als Ausführungsgang dient, läßt sich innerhalb der Ampulle nicht nachweisen. Weite Lymphspalten zwischen den Cysten, die besonders während der Vermehrungsperiode deutlich erkennbar sind, zeigen jedoch den Weg, auf dem schließlich der Austritt erfolgt (Abb. 1).

Auch das umgebende Bindegewebe erfährt in dieser Zeit der lebhaften Teilungen eine Veränderung, es wird durch die Vergrößerung der Ampullen beträchtlich gedehnt. Dabei erweitern sich seine Lymphspalten und Blutgefäße sehr stark und sind deshalb deutlich darstellbar. Die ganze Oberfläche des Hodens ist nun von einem dichten, prall gefüllten Kapillarnetz überzogen, das sich in die Bindegewebssepten hinein fortsetzt. Die Zellen des Bindegewebes, welche den Ampullen unmittelbar anliegen, behalten während der ganzen Vermehrungsperiode ihr oben geschildertes Aussehen bei. Dagegen verändern sich die Follikelzellen in Hinsicht auf ihre Größe und ihren Bau ganz wesentlich. Ursprünglich zeigen sie zwar noch spindelförmige Gestalt und länglichen, über die Konvexität der Cyste gekrümmten Kern mit deutlich darstellbarem Liningerüst, an dessen Kreuzungstellen sich das Chromatin in groben Klumpen angehäuft hat. Der Protoplasmaleib ist oft ganz oder teilweise gefüllt mit kleinen, durch Osmiumsäure geschwärzten Granulis.

Wenn die eigentliche Vermehrungsperiode der Samenzellen beendet ist, dann hat auch der Hoden seine endgültige Größe erlangt, entsprechend der häuptsächlich in radiärer Richtung erfolgenden Vergrößerung der Samenampullen hat er zwar wenig an Länge, wohl aber sehr erheblich an Dicke zugenommen, sein Durchmesser beträgt jetzt 5—6 mm, an einzelnen Stellen noch mehr. An der der hinteren Bauchwand zugekehrten Seite stülpt sich das Bindegewebe hilusartig in den Hoden ein, hier befindet sich auch die Eintrittsstelle der Arterie und die Austrittsstelle der Samenkanälchen, es entsteht dadurch eine längsverlaufende, deutlich erkennbare Kerbe, die dem ganzen Gebilde ein dattelkernähnliches Aussehen verleiht. Der Inhalt der Ampullen besteht nunmehr aus Spermatocyten, welche die Veränderungen der Spermatocytogenese und Spermatohistogenese zu durchlaufen haben. Das Bindegewebe der Septen hat sich nicht mehr verändert, es zeigt nur eine ganz ungeheure Menge von weiten Blutgefäßen, die strotzend gefüllt die Ampullen von allen Seiten umspülen und offenbar das zum Wachstum und zur Ernährung der Spermatocyten notwendige Material liefern. Innerhalb der Ampullen finden sich niemals Blutgefäße, sondern nur weite Lymphspalten.

Jede Ampulle ist von einer einfachen, zusammenhängenden Schicht von Bindegewebszellen umgeben. Diese haben langgestreckten, platten Kern und spindeligen Protoplasmaleib, sie liegen

anfangs ziemlich dicht beieinander. Während der Erweiterung der Ampulle rücken sie dann mehr und mehr auseinander und werden dabei immer stärker platt gedrückt, bis schließlich unmittelbar vor der Ausstoßung der Spermatozoen das ganze Samensäckchen nur von einer äußerst dünnen Schicht platter Zellen umgeben ist, die man zum Unterschied von den Follikelzellen, Ampullenzellen nennen kann. Im Verlaufe der Spermatogenese wird der anfänglich recht geringe Unterschied im Bau zwischen diesen beiden immer deutlicher, am sinnfälligsten ist er gegen das Ende der Samenentwicklung (Abb. 2). Alsdann liegen die ursprünglich aus einer Cyste hervorgegangenen Spermatozoen zu einem Bündel vereinigt zwischen den Cystenzellen. Diese haben eine wesentliche Volumsvermehrung erfahren, die in erster Linie ihr Plasma, jedoch auch den Kern betrifft. Er erscheint jetzt bläschenförmig, rund oder oval, bald auch unregelmäßig höckerig, ja sogar gelappt oder gezackt, besitzt eine deutliche Membran und sehr deutliches Chromatingerüst vom gleichen Bau wie früher, der Kernsaft ist klar, Nucleolen sind nicht nachweisbar. Bei Dreifachfärbung nach Flemming erscheinen die Kernstrukturen violett. Weit erheblicher als die Veränderungen, welche sich am Kern geltend machen, sind diejenigen, die am Plasmaleib der Cystenzellen in Erscheinung treten. An ihnen fällt zunächst auf, daß keinerlei Grenzen zwischen den innerhalb einer Ampulle liegenden Cystenzellen mehr erkennbar sind, diese stellen vielmehr für jedes Samensäckchen ein einziges großes Syncytium dar, das die Gruppen von Spermatocyten oder Spermatozoen allseitig umgibt. Das Protoplasma zeigt sehr deutlich darstellbare netzige Struktur, die Maschen des Netzes sind sehr weit, seine Fäden bald dicker bald dünner, oft auf weite Strecken und über den Bezirk mehrerer Kerne zu verfolgen. Sie erscheinen bei Dreifachfärbung leuchtend gelb (Abb. 2). Die oben beschriebenen Einlagerungen osmierter Granula füllen jetzt nie mehr so wie früher den ganzen Leib der Cystenzellen aus, sondern finden sich nur noch an wenigen Stellen zu größeren oder kleineren Gruppen vereint, meistens ziemlich unmittelbar an der Oberfläche der Ampullen gelegen.

Offenbar erfolgt die Ernährung der Spermien durch Vermittelung der Cystenzellen, wie auch häufig aus der typischen Lagerung der Spermatozoenbündel zu einzelnen von ihnen hervorgeht, die mit den Köpfen gegen die Cystenzellenkerne zu gelegen sind, eine Erscheinung auf die schon Nußbaum aufmerksam gemacht hat.

Dieser Tatsache sind wohl auch die großen Veränderungen zuzuschreiben, welche die Cystenzellen durchlaufen. Die Nahrungsstoffe selbst stammen aus den weiten, großen Blutgefäßen, welche die Ampullen allenthalben umspülen. Ob die erwähnten Granula aber Nahrungstoffe oder Abscheidungsprodukte sind, läßt sich nicht entscheiden, wahrscheinlich ist allerdings das letztere, wie auch aus den folgenden Beschreibungen hervorgeht.

Nach Ausstoßung der Spermatozoen bieten die Ampullen nämlich ein völlig verändertes Bild. Die Entleerung der Spermien erfolgt wohl durch aktive Bewegung, durch sie werden zunächst die Fäden der Cystenzellen zerrissen und so der Weg zu den Ausführungsgängen frei gemacht. Wahrscheinlich werden alle in einer Ampulle enthaltenen Samenpakete auf einmal oder doch kurz nacheinander abgegeben, die dadurch hervorgerufene Volumsverringerung ist also eine recht beträchtliche. Dementsprechend zeigt die Ampulle jetzt auf dem Schnitt auch ein völlig verändertes Aussehen (Abb. 3). Das umgebende Bindegewebe ist sehr locker und reich an weiten Lymphspalten, die Ampullenzellen dicker und kürzer, nicht mehr so platt gedrückt wie früher. Die Blutgefäße sind größtenteils wieder eng und enthalten dementsprechend nurmehr weniger Blut. Die Ampullen selbst sind geschrumpft, sie umgeben das ganze Säckchen als lockeres Netz, ihre einzelnen Elemente zeigen zunächst noch denselben Bau wie früher, kleinen, platten Kern und kleinen Protoplasmaleib. In ihm treten jetzt vereinzelte Granula auf, die während der starken Erweiterung der Samensäckchen und der dadurch bedingten Abplattung seiner Umhüllung nicht nachweisbar waren (Abb. 5). In der Folgezeit schrumpfen die Ampullenzellen dann rasch zusammen und verändern dabei ihre Gestalt, bis sie wieder die gewöhnliche Form der Bindegewebszellen besitzen, d. h. sich ganz dem ihrer Ausbreitung zur Verfügung stehenden Raum anpassen.

Der Kern der Cystenzellen behält zwar zunächst den gleichen Bau wie früher bei und zeigt keinerlei Abänderung in bezug auf seine Gestalt, dagegen bietet der Protoplasmaleib ein völlig anderes Aussehen. Die Maschen des Netzwerkes sind zerrissen und liegen als kurze, unregelmäßige Fäden oder körnige Gebilde im Protoplasma zerstreut. Später erfahren diese Reste des Netzwerkes einen vollkommenen körnigen Zerfall und dann erscheint der Zelleib von feinen, zum Teil ziemlich großen Granulis ausgefüllt, welche

sich bei Dreifachfärbung nach Flemming, ebenso wie früher das Netzwerk selbst leuchtend gelb darstellen. Sehr deutlich treten jetzt wieder die Grenzen der einzelnen Zellen hervor, sie erscheinen fast plötzlich unmittelbar nach der Ausstoßung der Spermatozoen. Bei Fixationen mit Sublimateisessig (Abb. 3 und 4) ist der Zelleib mehr oder weniger vollgepfropft mit einer körnigen, krümeligen Masse, deren einzelne Brocken recht erhebliche Größe besitzen, ja selbst die der Kerne übertreffen können. Dazwischen finden sich vereinzelte Vakuolen und Hohlräume, deren Zahl um so mehr zunimmt, je stärker sich die Zelle in der Folgezeit verkleinert. Meist liegen auch jetzt noch ganz vereinzelte Spermatozoen in den Leibern der Cystenzellen (Abb. 3), sie sind mehr oder weniger knäuelförmig zusammengerollt und werden in der Folgezeit langsam resorbiert. Zuerst verschwindet der Schwanz, dann verliert der Kopf seine Färbbarkeit, er rollt sich mehr und mehr zusammen und bildet schließlich nurmehr einen kleinen, blassen Fadenknäuel, um endlich ganz aufgelöst zu werden.

Bei Osmiumsäurefixierung bieten die Ampullen bis zur Ausstoßung der Spermatozoen das nämliche Bild wie bei anderen Konservierungsmethoden, Granula finden sich nur, wie schon erwähnt, ganz vereinzelt, meist in kleinen Gruppen in der Nähe der Cystenkerne oder im Bindegewebe der Septen. Nach erfolgter Abgabe der Samenpakete ändert sich jedoch auch dies Bild in kurzer Zeit. Das Bindegewebe selbst wechselt zwar sein Aussehen nicht wesentlich, in ihm finden sich auch jetzt nur ganz vereinzelte osmierte Granula (Fetttröpfchen?) eingelagert, dagegen erscheint der Inhalt der sich rückbildenden Cysten geradezu von osmierten Körnern überfüllt. Die ganzen Protoplasmaleiber der Cystenzellen sind vollgepfropft mit größeren und kleineren derartigen Granulis, sie können sehr beträchtliche Ausdehnung erlangen und einen Durchmesser von 40—60 μ besitzen, doch schwankt ihre Größe sehr beträchtlich, es finden sich auch ganz kleine Tröpfchen, die gerade an der Grenze der Darstellbarkeit liegen. Offenbar kommt bei anderen Fixierungsmethoden nur ein Teil von ihnen zur Darstellung und läßt deshalb die gelben Granula und die Vakuolenbildung erscheinen. Mit zunehmender Rückbildung nimmt ihre Masse progressiv und im indirekten Verhältnis zum Volumen der Ampulle zu, die einzelnen Tröpfchen fließen zusammen und oft besteht dann der ganze Inhalt einer Cyste fast ausschließlich

aus osmierten Körnern, zwischen denen nurmehr ganz vereinzelte Kerne zu erkennen sind. Aus dem Verhalten der Osmiumsäure gegenüber dürfen wir wohl schließen, daß die betreffenden Körner Fett oder fettähnliche Substanzen sind. Die Rückbildung der Ampullen verläuft also unter dem Bilde der fettigen Degeneration, sie schreitet von der Oberfläche des Hodens nach der Tiefe zu fort. Auf dem Grunde, d. h. in demjenigen Teil der Säckchen, der am zentralsten gelegen ist, finden sich aber stets einige Restspermatogonien, die das nämliche Bild zeigen, wie in den Ruhehoden, unter ihnen liegen auch immer vereinzelte Kernteilungsfiguren.

Der regressive Prozeß in den peripheren Teilen der Ampullen schreitet mehr und mehr fort, er betrifft bald, wie sich auf Schnitten, auf denen die Fettmassen nicht zur Darstellung gebracht sind, deutlich erkennen läßt (Abb. 3, 4), nicht nur die Protoplasmaleiber der Cystenzellen, sondern bei einzelnen von ihnen auch den Kern. Dieser verliert nach und nach seine Färbbarkeit, sein Gerüst wird undeutlich und besitzt bald keinerlei Affinität mehr zu spezifischen Kernfarben. Bei Dreifachfärbung nach Flemming erscheinen solche Kerne jetzt ebenso wie die Granula leuchtend gelb (Abb. 3), sie setzen sich noch deutlich von der Umgebung ab, denn ihre äußere Form ist mehr oder weniger vollkommen erhalten geblieben, nur zeigen sie wachsähnliches Aussehen. Häufig finden sich auch jetzt noch zugrundegehende Spermatozoen. Nach und nach verschwinden auch noch diese Kernleichen, alle Cystenzellen zerfallen, das Fett wird resorbiert und schließlich zeigt die ganze Ampulle wieder in Form, Größe und Aussehen das nämliche Bild wie vor Beginn der Geschlechtsperiode. Der Hoden hat nun wieder seinen Ruhezustand erlangt und besitzt in allen seinen Teilen das früher beschriebene, für diesen Zustand bezeichnende Aussehen.

Gleich nach der Ausstoßung der Spermatozoen und noch während der ganzen Rückbildungszeit bis zum Ruhezustand erinnert die Ampulle sowohl makroskopisch, wo sie leuchtend gelb erscheint, als auch im mikroskopischen Bild lebhaft an ein Corpus luteum, eine Tatsache auf die gleichfalls schon Nußbaum (1906) aufmerksam gemacht hat. Diese morphologische Aehnlichkeit berechtigt jedoch nicht dazu bei so verschiedenen Gebilden ohne weiteres Rückschlüsse auf eine gleiche oder ähnliche Funktion zu ziehen. Solche wären nur erlaubt, wenn die beiden in Frage stehenden Gebilde durch mechanische Inanspruchnahme entstehen würden. Denn

nur in diesem Falle ist ein Rückschluß aus dem Bau auf die Funktion eines Organes erlaubt.

Die Befunde welche ich an zwei der gefangenen Tiere erheben konnte, leider ist das Material ja gerade für diese Untersuchungen sehr klein, lassen jedoch erkennen, daß der Hoden sich nicht immer bis auf den Ruhezustand zurückbilden muß, daß vielmehr in vereinzelten Fällen eine erneute Vermehrungsperiode beginnen kann, noch bevor die Rückbildung der Ampullen ganz vollendet ist. Man findet dann Samensäckchen, in deren Grund eine starke Vermehrung der Spermatogonien statt hat, in deren Peripherie sich aber noch Rückbildungsvorgänge abspielen. Manchmal liegen auch zwischen den mit Granulis vollgepfropften Cystenzellen vereinzelte Spermatogonien, die sich teilen aber unter den ungewöhnlichen Lagerungs- und Ernährungsverhältnissen nicht zur normalen Entwicklung kommen. Es tritt dann eine Verschmelzung der Kerne bei mehreren von ihnen ein, die zur Entstehung wahrer Zellriesen von 60 bis 80 ja sogar 100 μ Durchmesser führen kann. (Textabbildung 1.) Derartige Bildungen erinnern oft entfernt an junge Oocyten, sie haben jedoch mit diesen Gebilden nicht das Geringste gemein, wie ihre Entstehung durch Verschmelzung mehrerer Spermatocytenkerne beweist. Ihre Lebensdauer ist auch keine lange, bald verfallen sie dem Untergange und werden mit dem übrigen Inhalt der Ampulle zurückgebildet.



Textabb. 1. Vergr. Zeiß Hom. Im. 2 mm Comp. Oc. 8.

Dies sind kurz beschrieben die Vorgänge, welche sich im Hoden des Olmes während, vor und nach der Fortpflanzungszeit abspielen,

soweit sie sich an meinem Material beobachten lassen. Der Olmhoden besitzt also gleich dem anderer Urodelen keine Kanälchen, sondern Ampullen oder besser gesagt Samensäckchen, in denen die einzelnen Cysten gelegen sind. Was die angewendete Nomenklatur betrifft, so habe ich mich vollkommen an Nußbaum (1906) angeschlossen, da die von ihm geprägten Ausdrücke die Verhältnisse am klarsten treffen. Besonders die Bezeichnung Restspermatogonien für die wenigen am Grunde einer Ampulle stets noch auffindbaren Samenzellen verdient weitere Anwendung, als dies bisher geschehen ist. An Stelle der Bezeichnung Ampulle habe ich meistens den Ausdruck Samensäckchen angewendet.

Was die Follikelzellen betrifft, so werde ich auf sie in dieser Arbeit nicht mehr zurückkommen. Ueber ihre Herkunft kann ich keine sicheren Angaben machen, mir erscheint jedoch ihre Entstehung aus dem ursprünglichen Keimepithel wahrscheinlicher als die Annahme, daß sie umgewandelte Bindegewebszellen darstellen. Sie umgeben die Cysten und schließen sie vollständig gegeneinander ab, genau so wie anfangs die einzelnen Spermatogonien. Wenn Levy angibt (1915), daß bei der Vergrößerung der Spermatocysten die Cystenzellen so weit auseinander gedrängt werden, daß ihr gegenseitiger Zusammenhang verloren geht, so kann ich dies für Proteus nicht bestätigen. Mit den Zwischenzellen im Hoden höherer Tiere lassen sie sich nicht vergleichen, eher noch mit den sertolischen Zellen. Am meisten erinnern sie, sowohl in bezug auf ihren Bau, als besonders in Hinsicht auf ihr Verhalten nach der Ausstoßung der Spermatozoen an die Follikelzellen in den Ovarien höherer Tiere. Wie diese bilden sie nach der Entfernung der eigentlichen Keimdrüsenprodukte einen sehr fettreichen Körper, der makroskopisch gelblich erscheint und sich rasch zurückbildet. Allerdings findet bei den Follikelzellen im Hoden nach Ausstoßung der Spermatozoenbündel keine Vermehrung statt, wie bei den Follikelzellen in den Ovarien, im Gegenteil von diesem Augenblick an beginnt ihre Degeneration, die zur völligen Rückbildung der Ampulle führt. Ueber die Vermehrung der Follikelzellen konnte ich an meinen Präparaten auch keinen sicheren Aufschluß erhalten.

Die Spermatocytogenese.

Die großen Spermatogonien.

Bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere befand sich der Hoden im Ruhezustand, wie schon sein makroskopisches Aussehen deutlich erkennen ließ. Die vorgefundenen mikroskopischen Bilder waren dabei fast ganz gleich, ob nun die Hoden von ganz kleinen 13 cm langen oder völlig ausgewachsenen 20—26 cm langen Tieren untersucht wurden. Offenbar haben Olme von 13 cm Gesamtlänge, mit die kleinsten die in meinen Besitz gelangten, ihre embryonale Entwicklung schon zum größten Teil hinter sich. Bei einem Tier, das zeitlebens einen larvenähnlichen Zustand bewahrt, ist es ja überhaupt schwer zu sagen, wann die eigentliche Entwicklungsperiode abgeschlossen ist und die Wachstumsperiode beginnt. Bei allen von mir untersuchten männlichen Olmen waren nach dem Zustand der Keimdrüsen zu schließen, die Entwicklungsvorgänge jedenfalls schon beendet.

Der Ruhehoden besteht aus lockerem bindegewebigen Stroma, dessen Bau schon geschildert wurde, in ihm liegen die Ampullen und in diesen die Spermatocysten, gebildet von je einer einzigen Spermatogonie nebst mehreren Follikelzellen. In den tieferen Teilen des Hodens finden sich, bei jüngeren Tieren häufiger als bei älteren, die kleinsten Formen der Spermatogonien ganz vereinzelt und unregelmäßig verteilt im Stroma liegend. Meist schmiegen sie sich in ihrer Form der umgebenden Bindegewebslücke an und erscheinen deshalb spindelförmig, der Protoplasmaleib ist lang und sehr schmal, kaum 1—2 μ breit, er zeigt feinste netzige Struktur, keinerlei Einlagerungen, die Sphäre und der Zentralkörper sind meist nicht auffindbar. Der Kern dieser kleinsten Spermatogonien besitzt eine Größe von etwa 10—15 μ und übertrifft hierin die Kerne des Bindegewebes nicht sehr wesentlich. Der Kernsaft ist klar, unstrukturiert und durchsetzt von einem sehr deutlichen Netzwerk, bestehend aus feinen Lininfäden[1]). An ihren Ueberkreuzungsstellen ist das Chromatin in groben, unregelmäßig geformten Klumpen und Brocken ange-

[1]) Im Folgenden sind stets alle Substanzen im Kerninnern, welche sich mit sauren Farbstoffen tingieren als Linin bezeichnet. Genauer eingehen werde ich auf diesen Punkt erst bei der Beschreibung der Eientwicklung.

sammelt. Die Kernmembran ist deutlich, Nucleolen finden sich bei diesen kleinsten Formen (Abb. 7) niemals. Der Chromatinreichtum der Kerne erscheint sehr verschieden, je nach der angewendeten Fixierung und Färbung, er ist offenbar jedoch auch individuellen Schwankungen unterworfen.

Bei anderrn, gleichfalls einzeln im Bindegewebe liegenden Spermatogonien ist der Bau etwas von dem eben geschilderten verschieden (Abb. 8). Der Kern erscheint hier rund, bläschenförmig und zeigt im Inneren ähnliche Struktur wie bei den zuletzt geschilderten Formen. Meistens ist der Chromatinreichtum jedoch ein sehr beträchtlicher, so daß die einzelnen an den Kreuzungsstellen liegenden Brocken große, oft langgestreckte Klumpen bilden. Das Liningerüst ist deutlich erkennbar, ebenso die Kernmembran, Nucleolen finden sich auch hier niemals. Der Kerndurchmesser beträgt etwa 12 μ. Wesentlich größer ist im Verhältnis der Protoplasmaleib, er zeigt gleichfalls feine netzige Struktur, die Zone ist in ihm meist deutlich erkennbar, sie liegt als halbmondförmiges, fein gekörntes und scharf vom übrigen Plasma abgesetztes Gebilde dem Kerne an, in ihrer Mitte befindet sich das Centriol. Eine Zonenmembran oder Kapsel ist nicht darstellbar.

Die beiden eben geschilderten Zellarten lassen sich bei genügend langem Suchen in fast allen Hoden nachweisen, jedoch nur äußerst selten und niemals in größerer Menge beieinanderliegend. Sie unterscheiden sich deutlich von den Elementen des Bindegewebes. Da sich von ihnen alle Uebergänge bis zu der gewöhnlichen Form der Spermatogonien, die ja wesentlich größer sind, auffinden lassen, halte ich diese Zellen für die kleinsten Formen der Spermatogonien, eine Annahme zu der die Uebereinstimmung im Bau wohl berechtigt. Möglich wäre es allerdings auch, daß wir in ihnen die Zwischenzellen des Olmhodens zu erblicken haben, sonst lassen sich keinerlei Gebilde nachweisen, welche mit diesen verglichen werden können. Besonders die zweite, in Abbildung 8 wiedergegebene Form ließe vielleicht eine solche Annahme zu. Sicher entscheiden läßt sich jedoch diese Frage nicht. Falls aber die Zwischenzellen der Keimdrüsen höherer Tiere wirklich die hervorragende Bedeutung besitzen, die ihnen jetzt häufig als endokriner Drüse zugeschrieben wird, dann müßten wir auch bei Urodelen und niedrigen Tieren, bei denen die Geschlechtsunterschiede doch meist sehr deutlich ausgeprägt sind, bestimmt mit der Anwesenheit einer solchen Drüse rechnen und es

erschiene dann wohl möglich, daß die eben beschriebenen Gebilde Zwischenzellen darstellen. Für wahrscheinlich halte ich jedoch eine solche Annahme nicht.

Nur ganz selten liegen die kleinsten Spermatogonien in Gruppen beieinander und bieten dann Bilder wie sie Abbildung 9 wiedergibt. In diesem Falle zeigen die Kerne sehr mannigfaltige Formen, bald erscheinen sie rund, bald längsoval, bald dreieckig oder spindelförmig. Stets ist der Kernsaft klar, die Kernmembran gut darstellbar, das Kerngerüst besteht aus groben Lininfäden, ebenso erscheinen die Chromatinklumpen groß und grob, mit rauher höckeriger Oberfläche. Das Protoplasma zeigt netzigen Bau, eine Sphäre ist nicht darstellbar. Allerdings habe ich wie auch bei den ganzen folgenden Untersuchungen diese Frage nur nebensächlich behandelt und stets das Hauptaugenmerk auf das Verhalten der Kernstrukturen gerichtet. Das Verhalten der Sphäre ist ja in der denkbar gründlichsten Weise von Meves (1897) bei der Spermatogenese von Salamandra maculosa beschrieben worden und ich werde es im folgenden nur erwähnen soweit es besondere Bedeutung für die Veränderungen der Kernbilder besitzt. Bei der Auswahl der Zellen, die den Abbildungen dieser Arbeit zugrundeliegen war auch niemals der Umstand maßgebend, ob die Sphäre auf dem betreffenden Schnitt zu erkennen war, sondern lediglich der Zustand der Kerne.

Was bei den gruppenweise beieinanderliegenden kleinen Spermatogonien besonders auffällt, ist die Undeutlichkeit aller Zellgrenzen. Die Protoplasmaleiber gehen ohne gut erkennbare Absetzung ineinander über, die ganze Gruppe scheint also in diesem Zustand ein Syncytium zu bilden. Gegen das Bindegewebe zu ist die Abgrenzung deutlicher, hier erscheint die netzige Struktur des Protoplasma dichter als in den anderen Teilen des Zelleibs. Follikelzellen sind jetzt noch nicht vorhanden. Diese entstehen vielmehr erst später, entweder aus den Zellen des umgebenden Bindegewebes oder aber es entwickelt sich nur ein Teil dieser kleinsten Zellen zu wirklichen Spermatogonien, während sich ein anderer Teil zu Follikelzellen umgestaltet. Diese letztere Annahme hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, entscheiden läßt sie sich jedoch an meinem Material nicht, da ich keinerlei beweisende Bilder auffinden konnte. In diesem Zustand lassen die Spermatogonien sich gleich gut durch jede Art der Fixierung darstellen, auch bei Verwendung von Osmiumsäure erscheint das Kerngerüst scharf und deutlich. Dieser Umstand

kann entweder in der Derbheit und Mächtigkeit der Chromatinbrocken und Lininfäden begründet sein oder auch darin, daß sich die betreffenden Zellen ausschließlich in den tieferen Lagen des Hodens vorfinden, also in den Schichten, die von der schädigenden Wirkung der Osmiumsäure mehr oder weniger verschont bleiben.

Die Spermatogonien wachsen dann zu ihrer endgültigen Größe heran, sie zeigen während dieser Zeit den nämlichen eben geschilderten Bau (Abb. 10, 12, 13). Das Netzwerk im Kern erscheint, je nach der angewendeten Fixierung und Färbung bald feiner, bald gröber, auch zeigen die Chromatinklumpen verschiedene Größe. Im allgemeinen kann man aber sagen — dies ist auch deutlich bei einem Vergleich der Abbildung 10, 12, 13 zu erkennen — daß mit zunehmender Kerngröße sich auch die Chromatinklumpen, wenn zwar nur wenig vergrößern, an Zahl jedoch nicht vermehren, während die Lininstränge nicht an Dicke zunehmen, also in größeren Zellen relativ dünner erscheinen.

Nucleolen finden sich in den Spermatogonien nur ausnahmsweise. Sie können zwar durch die Heidenhainsche Hämatoxylinmethode vorgetäuscht werden, indem hier öfter ein kreisrunder Farbklecks mit glatter Oberfläche erkennbar ist (Abb. 12). Da diese Erscheinung jedoch ausschließlich bei dieser Färbung zu beobachten ist, so müssen wir in ihr wohl eines der vielen Artefakte, welches die Heidenhainsche Methode liefert erblicken. Wir werden derartigen Kunsterzeugnissen im Verlaufe der Spermatogenese noch öfters begegnen. Sie beruhen stets darauf, daß mehrere kleine dicht beieinanderliegende feine Gebilde durch reichliche Anlagerung von Hämatoxylinniederschlägen zu einem einzigen großen, unstrukturierten, meist glattrandigen Klecks vereinigt werden. Mittels der Flemming-Färbung oder der Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain lassen sich derartige Fehler leicht vermeiden, und durch sie sind Nucleolen in den Spermatogonien nur ganz ausnahmsweise nachweisbar.

In diesem Falle (Abb. 11) sind sie meist in größerer Anzahl vorhanden, als kreisrunde scharf von der Umgebung abgesetzte Gebilde, mit ganz glatter Oberfläche. Sie sind von einem hellen, schmalen Hof umgeben, der keinerlei Struktur zeigt. Das Kerngerüst unterscheidet sich in solchen Zellen meist auch von der gewöhnlich auffindbaren Form, es besteht nämlich aus dicken Balkenzügen, die sich häufig untereinander überkreuzen, zahlreiche

spindelige Verdickungen zeigen aber keine stärkere Chromatinansammlungen an den Kreuzungspunkten erkennen lassen. Offenbar haben wir in diesen Zellen irgendwelche außergewöhnlichen Formen zu erblicken, vielleicht handelt es sich um Rückbildungsvorgänge, vielleicht auch um die sehr frühzeitige Ausbildung eines Monospirems, die mit Auftreten von Nucleolen einherginge. Bei der großen Seltenheit dieser Zellbilder konnte ich mir kein abschließendes Urteil über sie bilden.

Während des normalen Wachstums der Spermatogonien vergrößert sich gleichzeitig und gleichmäßig mit dem Kern der Protoplasmaleib, auch er verändert jedoch seinen Bau nicht. Nur bilden sich die Zellgrenzen deutlich aus, was wohl auch darin seine Begründung haben kann, daß sich nunmehr stets die umschließenden Follikelzellen nachweisen lassen. Jede Spermatogonie ist dann von zwei bis vier, seltener mehr, Cystenzellen umgeben. Nach Beendigung des Wachstums besitzt der Kern der Spermatogonien, der nunmehr stets kugelrund mit deutlich darstellbarer Membran erscheint (Abb. 13) einen Durchmesser von 20—22 μ, der Zelleib einen solchen von etwa 30 μ. In Ausnahmefällen kann der Plasmaleib einen größeren Durchmesser, bis zu 40 μ aufweisen, es handelt sich dann wohl meist um Zellen die unmittelbar vor der Teilung stehen.

Spermatogonien von der eben beschriebenen Form und Größe finden sich in allen Ruhehoden in größerer Menge, ebenso auch als Restspermatogonien in den tiefsten Teilen der Samensäckchen während der Fortpflanzungsperiode. Sie zeigen den geschilderten Bau jedoch nur bei geeigneter Fixierung mit Flüssigkeiten, die keinerlei Osmiumsäure enthalten. Bei Flemmingfixierung bieten die Spermatogonien ein ganz anderes Bild. In den obersten Schichten des Hodens zeigt dann der Kern ganz gleichmäßig homogenes Aussehen, er färbt sich bei der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode gleichmäßig hellgrau, nur ganz vereinzelte Chromatinbrocken nehmen die Farbe an und liegen als grobe, bald unregelmäßig längliche, bald runde Gebilde mit scharfer, glatter Oberfläche im homogenen Kernsaft. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung erscheint der Kern solcher Zellen ganz gleichmäßig hellgrün, die in ihm liegenden Klumpen leuchtend rot, bei Dreifachfärbung aber braungelblich, die Klumpen violett. Wenn sich das Monospirem zu bilden beginnt so erkennt man auch bei Kernen, die mit Osmiumsäure fixiert sind meist die

Struktur besser, sie erscheint von einem feinen, undeutlichen Gerinnsel gebildet und an zahlreichen Stellen, je nach der Ausbildung des betreffenden Stadiums, findet sich das Chromatin in längsgestreckten Klumpen angeordnet. Häufig finden sich auch hier einige größere nucleolenartige Gebilde, die jedoch durch das färberische Verhalten zweifellos ihre Chromatinnatur beweisen (Abb. 14, 15).

An einwandfrei fixierten Kernen läßt sich erkennen, daß die Ausbildung des Monospirems in der gewöhnlichen Art und Weise erfolgt. Das bis dahin in Klumpen an den Kreuzungsstellen angehäufte Chromatin verteilt sich auf die Fäden des Gerüstes und erfährt dann eine Vermehrung. Die Verteilung erfolgt im ganzen Kern gleichmäßig, Nucleolen sind jetzt nie mehr vorhanden, ihr Verschwinden konnte nicht beobachtet werden, offenbar werden sie während des Wachstums der Spermatogonie resorbiert oder sonst auf irgendeine Art und Weise entfernt. Die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden erfolgt zunächst in der Art, daß die an den Kreuzungsstellen liegenden Brocken zerfließen und sich zu länglichen, wurstförmigen Gebilden umgestalten. Ihre Ausdehnung erfolgt also stets nur in e i n e r Richtung, nicht auf die drei oder mehr Fadenstücke, die sich an einem Punkt vereinen. Der Kern bietet dann das Bild wie es Abbildung 16 wiedergibt, ein sehr deutliches, feines Gerüst, dessen Fäden als Folge des angelagerten Chromatins stellenweise sehr stark verdickt erscheinen. Erst wenn dieser Vorgang beendet ist, tritt eine Vermehrung des Chromatins ein, wahrscheinlich durch Aufnahme von Substanzen aus dem Kernsaft und als Folge davon verbinden sich die einzelnen Chromatinstücke dem Verlaufe der Lininfäden folgend, bis es zur Ausbildung eines einzigen, vielfach geschlungenen und gewundenen Fadens kommt, der den Kern mit seinen Windungen in allen Richtungen gleichmäßig, aber völlig regellos durchsetzt. Am schönsten kommt dieses Verhalten jetzt bei Flemmingfixierung zum Ausdruck (Abb. 18).

Häufig kann man beobachten, daß die Zone jetzt als halbmondförmiges Gebilde von körnigem Bau, ohne sehr scharfe Abgrenzung gegen das übrige Protoplasma dem Kerne anliegt. Im allgemeinen hat zu dieser Zeit schon eine Zweiteilung des Centriols stattgefunden, die beiden Tochtercentriolen liegen nahe beieinander, die Strahlenfigur beginnt sich auszubilden und zwar hauptsächlich die Rand-

strahlen, während die Spindel noch nicht deutlich zu erkennen ist (Abb. 21). In Zellen, bei denen die Sphäre auf dem Schnitt getroffen ist, läßt sich jetzt auch häufig erkennen, daß die Anordnung des Spirems doch keine so völlig richtungslose ist, wie es bei jeder anderen Schnittrichtung den Anschein hat, sondern der Faden windet sich im großen und ganzen einer bestimmten Richtung folgend durch den Kern, indem nämlich die meisten seiner Turen gegen die Sphäre zu verlaufen. Die einzelnen Teile des Spirems sind untereinander durch feine Lininbrücken verbunden, die Ueberreste des ursprünglichen Kerngerüstes, offenbar alle diejeniger seiner Teile, auf die sich kein Chromatin angesammelt hat. Ein Längsspalt ist zu dieser Zeit niemals nachweisbar.

Im allgemeinen erscheint der Faden glatt und in allen seinen Abschnitten gleichmäßig dick. Manchmal aber, besonders bei Kernen, welche nach der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode behandelt und sehr lange differenziert wurden, erscheint das ganze Spirem aus einer großen Anzahl von quergestellten Stäbchen oder Scheiben zu bestehen, die sich geldrollenartig aneinanderlegen. Auch hier ist die Entscheidung schwer, ob es sich um natürliche Vorgänge oder beginnende Rückbildungserscheinungen oder aber um Fixierungsprodukte handelt. Wie groß die Unterschiede bei ungefähr gleichgroßen, verschieden fixierten Zellen desselben Individuums sein können mögen die Abbildungen 19, 20 und 21 zeigen. Der Kern welcher Abbildung 19 zugrundeliegt, ist mit Flemmingschem Gemisch fixiert, der Kern von Abbildung 20 mit Carnoyschem Gemisch und der von Abbildung 21 mit Sublimateisessig, alle drei sind gleich dick geschnitten (10 μ) und in der nämlichen Weise mit der Hämatoxylinmethode nach Heidenhain gefärbt. Der Unterschied ist hervorstechend, insbesondere fällt die äußerst geringe Dicke des Fadens bei Abbildung 19 auf. Da dieser jedoch nicht nur dünner, sondern auch wesentlich länger erscheint, als in den beiden anderen Fällen, so liegt doch der Gedanken nahe, daß das Spirem gleich nach seinem Entstehen länger ist und erst später eine Verkürzung und Verdickung erfährt mit der dann die Orientierung und geordnete Lagerung in der Verlaufsrichtung Hand in Hand geht.

Die Kernmembran ist während der ganzen Ausbildung des Monospirems noch deutlich erhalten, wird aber in der Folgezeit immer dünner und dünner. Noch bevor sie jedoch vollkommen

verschwindet, zerfällt der Faden in seine einzelnen Segmente. Ihre Zahl läßt sich mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens nicht allzuschwer ermitteln, sie beträgt 18 (Abb. 22, 23). In ganz seltenen Fällen zählte ich nur 17, ausnahmsweise 19 Chromosomen, als Normalzahl muß ich aber 18 annehmen, da sie am weitaus häufigsten, sicher unter 10 Fällen 9 mal aufgefunden wurde. Die einzelnen Chromosomen sind untereinander von gleicher Dicke, wie ja auch der Faden einer Zelle in allen seinen Abschnitten gleich dick war, in bezug auf ihre Länge und Form sind sie jedoch sehr verschieden, bald stellen sie nur ganz kurze Stäbchen, bald lange, gekrümmte oder mehrfach gebogene Fäden dar. Die nämlichen Formen von Chromosomen lassen sich in allen Fällen nachweisen. Bis zum Zerfall der Kernmembran sind sie stets noch durch die oben erwähnten Lininbrücken miteinander verbunden. Die Zentralkörper sind inzwischen weiter auseinandergerückt, die Strahlung ist deutlicher geworden. Bei Flemming-Fixierung ist jetzt meist ein deutlicher Längsspalt an jedem einzelnen Chromosoma zu erkennen, der mittels keiner anderen Konservierungsmethode zur Darstellung gebracht werden kann.

Unmittelbar nach dem Zerfall des Spirems verschwindet die Kernmembran und mit ihr auch die Lininbrücken, welche die Chromosomen miteinander verbanden. Der Zerfall erfolgt regelmäßig zuerst an der Stelle, welche der Sphäre zunächst gelagert ist und breitet sich von da aus über den ganzen Kern aus. Die Chromatinschleifen liegen dann in der ganzen Zelle zerstreut und es gelingt jetzt leicht die einzelnen Gebilde zu isolieren und durch Rekonstruktion ihre Zahl festzustellen (Abb. 24). Dieser Zustand der Verteilung in der ganzen Zelle dauert jedoch nicht lange, offenbar heften sich nach Verschwinden der Kernmembran die Spindelfasern sehr rasch an die Chromosomen an und bewirken ihre Orientierung. Zuerst liegen dann die Centriolen noch ziemlich nahe beieinander in der einen Hälfte der Zelle, ihnen gegenüber in der anderen Hälfte der Zelle dicht zusammengedrängt die Chromosomen. Sehr schön sind in diesem Zustand meist die Strahlen darstellbar und zwar ebensowohl die Spindel- als auch die Randstrahlen. Von jedem Centriol geht eine deutliche sternförmige Strahlenfigur nach allen Seiten aus (Abb. 25). Das übrige Protoplasma, soweit es nicht unter dem Einfluß dieser Strahlen steht, zeigt feine netzige Struktur, die einzelnen Faden des Netzwerkes erscheinen aus allerfeinsten

Körnerreihen zusammengesetzt. Bei Flemmingfixierung lassen die Chromosomen auch in diesem Zustand einen sehr deutlichen Längsspalt erkennen.

Während nun die Zentralkörper nach den beiden Polen der Zelle auseinanderrücken, lagern sich die Chromosomen, dem Zug der Spindelfaser folgend, zwischen sie und ordnen sich zur Aequatorialplatte an. Sie erfahren während dieses Vorganges noch eine geringe Verkürzung und Verdickung, gleichzeitig wird der Längsspalt wesentlich breiter und ist jetzt mit jeder Fixierungs- und Färbungsmethode gut darstellbar (Abb. 26). Wie jedoch die große Seltenheit derartiger Kernbilder deutlich beweist, dauert dieser Zustand nur äußerst kurze Zeit, offenbar findet sofort nach der Einstellung in der Aequatorialplatte ein Auseinanderrücken der beiden Spalthälften statt (Abb. 27), die dann in geringem Abstand voneinander längere Zeit liegen bleiben, ohne sich auf die beiden Pole zu verteilen. Diese Beobachtung ist für die Feststellung der Zahlenverhältnisse von allergrößter Wichtigkeit. Zellen mit getrennten Chromosomenhälften in der eben geschilderten Anordnung finden sich fast in allen Hoden in größerer Anzahl. In diesem Zustand sind auch die Chromosomen am übersichtlichsten gelagert und es gelingt jetzt auf günstigen Schnitten meist leicht, sehr häufig auch ohne Zuhilfenahme des zeitraubenden Rekonstruktionsverfahrens die Zahl der Einzelelemente festzustellen; sie beträgt nun stets, d. h. wenn keinerlei zweifelhafte Stellen mehr vorhanden sind, 36, wie ja nicht anders zu erwarten stand (Abb. 28, 29, 30). Auch jetzt läßt sich deutlich erkennen, daß die Dicke aller Chromosomen einer Zelle meist ganz gleich ist, die Länge und Form ist dagegen sehr verschieden. Wieder finden sich ganz kurze stäbchenförmige, ja sogar punktartige Gebilde und längere, die meistens hufeisenförmig gekrümmt sind. Die beiden Schenkel dieser letzteren können verschieden lang oder gleich lang sein. Auch jetzt lassen sich in allen Zellen die nämlichen Formen nachweisen.

Meist liegen die Chromosomen in der Aequatorialplatte in der Mitte der Zelle und lassen um sich einen größeren freien Protoplasmaraum. Sie zeigen dabei stets die Anordnung, daß die gebogenen unter ihnen mit der Konvexität der Krümmung gegen die Kernmitte, mit den freien Enden aber gegen die Peripherie zu

sehen. Die größeren hufeisenförmigen Chromosomen liegen meist mehr am Rande der Figur, die kleineren zwischen ihnen und in der Mitte. Die Strahlenfigur nimmt auch nur den mittleren Teil der Zelle ein, die Centriolen liegen ziemlich weit von der Oberfläche entfernt, die Randstrahlen sind nunmehr nicht mehr stark ausgebildet. Der außerhalb der Spindel befindliche Teil des Protoplasma zeigt die oben beschriebene, netzige Struktur. Auf Schnitten senkrecht zur Aequatorialplatte zeigt die Spindel die Form einer Raute (Abb. 26, 27).

Die Chromosomen rücken nun nach den beiden Zellpolen auseinander und nähern sich dabei den Centriolen, sie behalten während dieses Vorganges im großen und ganzen die gleiche Lage wie in der Aequatorialplatte bei, die gekrümmten liegen mit der Konvexität gegen das Centriol zu, die stäbchenförmigen mit dem freien Ende, die ganz kurzen zeigen keinerlei bezeichnende Lagerung. Am deutlichsten kommt dieses Verhalten wieder in der Polansicht zur Anschauung (Abb. 34), wo sich deutlich die sternförmige Lagerung der Chromosomen mit den freien Enden gegen die Peripherie zu zeigt. Das Polfeld ist jetzt meist schön zu erkennen. Die Spindelfasern verbinden noch die Chromosomen der beiden Tochtersterne miteinander und verlaufen dabei fast vollkommen gerade und parallel zueinander (Abb. 33).

Während nun die ganze Zelle längsovale Form annimmt, erfahren die Spindelfasern noch eine wesentliche Verlängerung. Dadurch werden die beiden Tochtersterne auseinandergedrängt und gelangen so näher an die Oberfläche der Zelle als vordem. Die Zentralkörper gehen bei dieser Bewegung mit. Die Spindelfasern verlaufen nunmehr auch nicht mehr gerade, sondern in wellenförmigen Linien, später zeigen sie deutlich und deutlicher einen Zerfall in einzelne feinste Körnchen und ähneln dadurch in ihrem Bau den feinen Fäden, welche das außerhalb der Strahlenfigur gelegene Protoplasma netzig durchsetzen. Die ganze Zelle beginnt sich in der Mitte einzuschnüren. Gleichzeitig mit den zuletzt beschriebenen Vorgängen rücken die Chromosomen eines jeden Tochtersternes, die bis dahin übersichtlich und deutlich getrennt voneinander gelegen sind, zusammen und legen sich aneinander. Dieses Zusammenrücken ist so erheblich, daß jeder Tochterkern nurmehr einen dicken Chromatinklumpen darstellt, der kaum mehr eine Struktur erkennen läßt, nur die Enden der Chromosomen ragen

in radiärer Richtung vor (Abb. 35, 36). Bei geeigneter Schnittrichtung ist das Polfeld als muldenförmige Delle in diesem Chromosomenklumpen zu erkennen (Abb. 35).

Dieser Zustand dauert jedoch nicht lange, während sich die Tochterzellen vollkommen voneinander abschnüren, rücken auch die Chromosomen wieder auseinander (Abb. 37). Sie erscheinen jetzt dünner, ihre Oberfläche ist nicht mehr glatt, sondern gezackt und höckerig und zwischen den einzelnen Chromosomen spannen sich feine Lininbrücken aus. Auf sie verteilt sich nach und nach das Chromatin, bis die einzelnen Chromosomen nicht mehr deutlich zu erkennen sind (Abb. 38). Die Kernmembran bildet sich, und schließlich kommt es zur Ausbildung eines Kernes vom gleichen Bau wie vor Beginn der Teilung, mit homogenem Kernsaft und feinem Liningerüst, auf dem das Chromatin in groben Brocken verteilt ist. Zur Ausbildung ringförmiger oder anderer außergewöhnlicher Kernformen kommt es während oder unmittelbar nach der Mitose niemals. Bei der Abschnürung der beiden Tochterzellen voneinander bildet sich meist ein kleiner Zwischenkörper (Abb. 37), er zeigt im Verhältnis zur Zellgröße sehr geringe Ausdehnung und nur wenige Fasern, meist 6—10 laufen in ihm zusammen. Während der Abschnürung geben die Tochterkerne auch ihre periphere Lage auf und rücken in die Mitte der Tochterzelle, so daß sie in jeder jungen Spermatogonie wieder fast ganz zentral gelagert erscheinen.

Zellteilungen von der eben beschriebenen Art finden sich, wie schon erwähnt, in den Hoden aller untersuchten Olme ohne jede Ausnahme. Sie betreffen stets nur einzelne, besonders große Spermatogonien; das Endergebnis dieser Mitosen sind stets wieder Spermatogonien. Diese Teilungen erfüllen offenbar den Zweck, den Hoden stets auf seiner gleichen Größe zu erhalten, also den Bestand an Spermatogonien während des ganzen Jahres zu ergänzen. Man könnte sie deshalb wohl als Ergänzungsteilungen bezeichnen. In allen Hoden findet nämlich dauernd ein Untergang von Spermatogonien statt, der mit dem Zerfall des Kernes beginnt und mit der völligen fettigen Entartung der ganzen Zelle endet. In vielen Ruhehoden betrifft diese Degeneration die große Mehrzahl aller vorhandenen Spermatogonien, man findet in ihnen häufig Ampullen, in denen fast alle Samenzellen mehr oder weniger deutliche Zerfallserscheinungen aufweisen. Der Untergang geht aber nur äußerst langsam von statten, so daß der durch ihn gesetzte Defekt mittels

einer verhältnismäßig geringen Vermehrung ausgeglichen werden kann. Auf die beim Zerfall der Spermatogonien beobachteten Erscheinungen werde ich erst in einer späteren Arbeit eingehen.

Offenbar befinden sich die in den Spermatocysten liegenden Spermatogonien niemals in einem vollkommenen Ruhezustand, sondern sie scheinen sich stets, wenn auch nur äußerst langsam, zu vergrößern. Haben sie dann eine gewisse Maximalgröße erlangt, so erfolgt bei günstiger Lagerung und unter vorteilhaften Ernährungsbedingungen eine Teilung in 2 Tochterspermatogonien. Sind die Bedingungen jedoch ungünstig gelagert, dann verfällt die betreffende Spermatogonie der Degeneration. Ein wirkliches Ruhestadium scheint es also bei den Spermatogonien nicht zu geben, es sei denn, daß die kleinsten, einzeln oder in Gruppen im Bindegewebe liegenden Zellen einen solchen Zustand darstellen.

Im vorigen wurden die Teilungsvorgänge wie sie sich an den Spermatogonien der Ruhehoden abspielen, beschrieben. Diese zeichnen sich stets durch die beträchtliche Größe, besonders des Protoplasmaleibes aus, der einen Durchmesser von 34 bis zu 40 μ besitzen kann. Mit Recht bezeichnet sie M e v e s (1897) als „große Spermatogonien". Am auffälligsten tritt diese ihre Eigenschaft während des Muttersternes zutage, hier ist der Zelleib stets in jeder Richtung noch um einige Mykra größer, als früher im Zustand des Monospirems, während der Prophase der Teilungen erfolgt also zweifellos noch ein ziemlich beträchtliches Wachstum der Zelle.

Die kleinen Spermatogonien.

Zu Beginn der Geschlechtsperiode setzt dann eine allgemeine Vermehrung der Spermatogonien eines Hodens ein, mehrere Teilungen erfolgen rasch nacheinander, ihr Endergebnis sind schließlich die Spermatocyten. Die Vermehrung geht, mit Ausnahme der Restspermatogonien, von allen Spermatogonien einer Ampulle aus, welche nicht in Rückbildung begriffen sind. Sie teilen s i c h g a n z g l e i c h m ä ß i g mehrmals unmittelbar hintereinander und infolgedessen befinden sich alle in einer Cyste vereinigten Zellen stets auf dem gleichen Zustand der Mitose. Dieser Umstand allein läßt es in Zusammenhang mit der Tatsache, daß alle Spermatogonien gemeinsamen Ursprungs von einer gemeinsamen Hülle, den Follikelzellen ihrer Mutterspermatogonie, umgeben sind, äußerst wahr-

scheinlich erscheinen, daß alle diese in einer Cyste vereinigten kleinen Spermatogonien von einer einzigen großen Spermatogonie abstammen. In den Gruppen der Restspermatogonien, ebenso wie im Ruhehoden, ist ja jede einzelne große Spermatogonie durch ihre Follikelzellen deutlich von der Umgebung abgegrenzt und stellt demnach eine besondere Cyste dar.

Wie viele derartiger Teilungen zu Beginn der Vermehrungsperiode aufeinander folgen, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen. Jedenfalls läßt sich die Zahl der schließlich in jeder Cyste enthaltenen Zellen mit größter Genauigkeit ermitteln, allerdings erst dann, wenn die reifen Spermatozoen in Bündeln beieinander liegen, so wie es Abbildung 2 darstellt. Auf Querschnitten durch die Köpfe eines solchen Pakets — die Abbildung gibt einen Längsschnitt wieder — erblickt man jeden Samenfaden als einzelnen, gut isolierbaren Punkt, die Gesamtmenge läßt sich mittels des Projektionsapparates oder Zeichenprismas leicht auszählen. Das Ergebnis von 20 derartigen Untersuchungen ist folgendes: 480, 237, 241, 482, 233, 472, 489, 477, 239, 503, 498, 237, 473, 494, 479, 485, 483, 240, 243, 278. Es läßt also zunächst nur ganz verschiedene Zahlenwerte erkennen. Diese können jedoch in zwei Gruppen gesondert werden, nämlich in höhere und niedrigere Werte, eine Tatsache, die sich auch im mikroskopischen Bild erkennen läßt, wo man 2 Arten von Spermatozoenbündel unterscheiden kann, größere und kleinere. Nach diesem Gesichtspunkt zusammengestellt sind die Zahlenwerte der kleineren Bündel 237, 241, 233, 239, 237, 240, 243; die der größeren Bündel 480, 482, 472, 489, 477, 503, 498, 473, 494, 479, 485, 483, 478.

Die Gesamtzahl der kleinen Bündel unter den 20 untersuchten beträgt 7, die der großen 13, demnach sind die letzteren in ungefähr der doppelten Menge vorhanden, wie gleichfalls jedes Schnittbild durch einen reifen Hoden erkennen läßt. Vergleichen wir nun die Werte der einzelnen Cysten zueinander, so ergibt sich für die kleineren: als niedrigste Zahl 233, als höchste 243, im Durchschnitt 238; und für die größeren: als niedrigste Zahl 472, als höchste 503, im Durchschnitt 484.

In den großen Cysten sind also durchwegs fast genau doppelt so viele Spermatozoen enthalten, als in den kleinen. Aus dieser Tatsache allein darf man mit ziemlicher Sicherheit schließen, daß sich die Zellen

der großen Cysten einmal öfter geteilt haben, als die der kleinen, jedoch noch nicht, wie viele Teilungen im ganzen stattgefunden haben. Da jedoch alle Gebilde einer Cyste von einer einzigen Spermatogonie abstammen, so muß, falls der Teilungsrythmus wirklich vollkommen gleich für alle war, d. h. jede Spermatocyte einer Cyste aus einer gleichen Anzahl von Mitosen hervorgegangen ist, die Gesamtzahl der jeweils vereinigten Spermatocyten eine Potenz von 2 sein, also nach der ersten Teilung gleich 2, nach der zweiten Teilung gleich 4, nach der dritten gleich 8 usw. Nach der achten Teilung betrüge sie gleich $2^8 = 256$ und nach der neunten gleich $2^9 = 512$.

Diese beiden letzteren Werte liegen ganz nahe bei den von mir ermittelten Zahlen. Berücksichtigt man nun die äußerst geringen Unterschiede, die ich bei der Zählung feststellen konnte, die Schwankung beträgt für die kleinen Cysten 10, für die großen 31 und außerdem noch den Umstand, daß während der Spermatocytogenese und Spermatohistogenese in fast jeder Cyste noch einige Samenzellen physiologischerweise zugrunde gehen, dann kann man wohl schließen, daß jede Spermatide in den kleinen Cysten aus 8, in den großen Cysten aber aus 9 Teilungen hervorgegangen ist.

Von diesen entfallen 2, nämlich die beiden letzten, auf die beiden Reifungsteilungen, alle übrigen auf die Spermatogonienteilungen. Die Zählungen wurden ja an Spermien vorgenommen, Zahlenermittlungen während und gleich nach der Beendigung der Spermatogonienteilungen, wie sie Gurwitsch (1911) ausführte, sind nur mittels des Rekonstruktionsverfahrens möglich und erfordern sehr viel Zeit. Ich führte sie nicht aus, da sie besser und leichter durch die einfachen und sicheren Zählungen der Spermatozoen ersetzt werden können. Allerdings muß dabei der physiologische Ausfall mit in Betracht gezogen werden.

Unter Berücksichtigung aller dieser Verhältnisse dürfen wir dann den Schluß ziehen, daß jede Spermatocyte aus 6 oder 7 Spermatogonienteilungen während der eigentlichen Geschlechtsperiode hervorgegangen ist. (Wieviel Teilungen großer Spermatogonien während des ganzen Lebens vorhergegangen sind, läßt sich natürlich nicht ermitteln.) Gestützt wird diese Annahme

1. durch die Tatsache, daß alle im Inneren einer Cyste gelegenen Zellen von einer Mutterzelle abstammen,

2. daß alle Zellen einer Cyste sich gleichmäßig teilen und

3. daß die Zahlenverhältnisse sehr nahe an den berechneten Werten liegen und stets geringer sind als diese, also mit dem physiologischen Ausfall erklärt werden können.

Im großen und ganzen vollziehen sich alle diese Teilungen in genau der nämlichen Art und Weise, wie bei den einzelnen Mitosen im Ruhehoden, nur bildet sich nach der Telophase kein vollkommener Ruhekern aus, es tritt keine Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden ein, vielmehr entwickelt sich sofort nach dem Auftreten der Kernmembran, also in einem Zustand der Zellen, wie in Abbildung 38 dargestellt, schon wieder das Monospirem der nächsten Mitose, indem sich die noch gut erkennbaren Chromosomen wieder zu einem lockeren Knäuel anordnen. Dementsprechend finden sich während der ganzen Vermehrungsperiode in den Cysten selbst keine Ruhespermatogonien. Diesem äußerst raschen, ja man kann sagen überstürzten Aufeinanderfolgen der Teilungen mag es auch zuzuschreiben sein, daß die Spermatogonien während zweier Mitosen nicht mehr auf ihre ursprüngliche Größe heranwachsen, sie werden vielmehr mit jeder Teilung kleiner und kleiner, ihre Größe ist also indirekt proportional zur Menge.

Diese zweifellose Herabsetzung der Größe betrifft jedoch in erster Linie das Prostoplasma. Der Kern wächst wenigstens während der ersten Vermehrungsteilungen stets noch auf seine ursprüngliche Größe heran, seine Chromatinmasse scheint bei jeder Mitose die nämliche zu sein, wohingegen der Plasmaleib sich zusehends verkleinert. Die Kernplasmarelation verschiebt sich also zugunsten des Kernes. Am deutlichsten kommt dieses Verhältnis wieder bei der Polansicht der Aequatorialplatte zur Geltung, da hier das Chromatin in verhältnismäßig konzentrierter, scharf abgegrenzter Form sehr übersichtlich verteilt ist. Hier findet sich während der späteren Mitosen kein freier, die Chromosomen umgebender Plasmasaum, das Chromatin nimmt vielmehr beinahe den ganzen Raum der Zelle ein (Abb. 31, 32). Daß es sich dabei nicht um individuelle Verschiedenheiten, sondern um tatsächliche, in den Verhältnissen begründete Gegensätze handelt, lehren am besten diejenigen Hoden, deren einer Teil sich noch im Ruhezustand befindet, während im anderen die Vermehrungsperiode schon begonnen hat. So zeigt Abbildung 31 eine kleine Spermatogonie im Vermehrungsstadium aus dem gleichen Hoden wie die in Abbildung 28 wiedergegebene große Spermatogonie; desgleichen stammen die in Abbildung 32

und 29 wiedergegebenen Spermatogonien aus dem Hoden ein und desselben Tieres. Da wie schon erwähnt während der Vermehrungsteilungen häufig kein völliger Ruhezustand des Kernes zu beobachten ist, so muß die Vermehrung des Chromatins Hand in Hand mit den Teilungsvorgängen gehen. In welchem Abschnitt der Mitose sie stattfindet, läßt sich wegen der äußerst verschiedenen Formen welche das Chromatin zeigt und vor allem wegen seiner äußerst verschiedenen Konzentration nicht nachweisen. Daß aber während der Teilungsvorgänge selbst, besonders in der Prophase, eine Vergrößerung einzelner Abschnitte der Zelle noch stattfindet, läßt sich durch Messungen ohne weiteres beweisen.

Erst gegen Ende der Vermehrungsperiode nimmt auch der Kern an Größe ab, diese Verringerung betrifft in erster Linie das Linin und den Kernsaft, aber nicht so sehr das Chromatin. Dementsprechend erscheinen nach Beendigung der Teilungen die Kerne der jüngsten Spermatocyten zwar klein, aber äußerst chromatinreich (Abb. 39 und 40), ein Umstand, der besonders während der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen sehr deutlich zur Geltung kommt.

Die Spermatocyten.

Die Wachstumsperiode.

Gleich nach der Abschnürung der Tochterzellen und dem Auftreten der Kernmembran besitzen die jüngsten Spermatocyten einen Durchmesser von 17 bis allerhöchstens 19 μ, der Kern einen solchen von 15—16 μ. Er ist also verhältnismäßig sehr groß und nur von einem ganz schmalen Protoplasmasaum umgeben. Dieser zeigt netzige Struktur, die Zone ist schwer darstellbar, sie ist meist kreisrund und von einer feinen Kapsel umgeben, der Zentralkörper ist stets deutlich zu erkennen. Der Kern zeigt sehr derbes und plumpes Chromatingerüst, das durch dicke Balken mit unregelmäßiger, höckeriger oder gezackter Oberfläche gebildet wird. Meist sind die Balken von ziemlich gleicher Dicke, aber sehr verschiedener Länge, sie gehen unmittelbar aus den Chromosomen der Telophasen hervor und sind untereinander durch feine Lininfäden verbunden. In Kernen, die nach der Heidenhainschen Hämatoxylinmethode behandelt sind, finden sich hie und da nucleolenartige Gebilde (Abb. 39), kleine schwarze Klexe, die im Kerngerüst zu liegen schei-

nen. Da sie in diesem Stadium bei keiner anderen Färbungsweise nachweisbar sind, stellen sie offenbar wieder Kunsterzeugnisse dar.

Die jüngsten Spermatocyten liegen in den stark erweiterten Cysten äußerst dicht beieinander, unmittelbar nach der Beendigung der Vermehrungsperiode findet sich unter ihnen meist eine geringe Zahl von zugrundegehenden Zellen. Die Degeneration leitet sich mit dem Zerfall des Chromatins ein, der gewöhnlich mit dem Verlust der Aufnahmefähigkeit für spezifische Kernfarbstoffe Hand in Hand geht. Auch beim Olm werden also die jüngsten Spermatocyten von einer Degenerationswelle heimgesucht, offenbar als Folge der veränderten Kernplasmarelation, welche ein Zugrundegehen zahlreicher Zellen bewirkt, bevor das Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma wieder ausgeglichen ist.

In der Folgezeit wachsen die jungen Spermatocyten ziemlich rasch zu beträchtlicher Größe heran und zwar betrifft dieses Wachstum sowohl den Kern als das Protoplasma, das letztere aber in etwas stärkerem Maße, so daß zu Ende der eigentlichen Wachstumsperiode das anfängliche Mißverhältnis in der Kernplasmarelation wieder beseitigt ist. So große Protoplasmaleiber, wie sie bei Spermatogonien aufgefunden werden, besitzen die Spermatocyten jedoch niemals. Ihr Kern hat dann einen Durchmesser von 20—22 μ, der Leib einen solchen von 24—25 μ. Diese Größe behalten sie lange Zeit bei und erst gegen Ende der Prophasen der ersten Reifungsteilungen, unmittelbar vor dem Eintritt der Chromosomen in die Aequatorialplatte, erlangen auch die Spermatocyten sehr beträchtliche Größe; auch bei ihnen werden demnach, ebenso wie bei den Spermatogonien, Hand in Hand mit den Vorbereitungen zur Teilung größere Protoplasmamengen angehäuft.

Während des Wachstums selbst spielen sich auch am Kern der Spermatocyten wichtige Veränderungen ab. Niemals kommt es bei ihnen zur Ausbildung richtiger Ruhekerne. Die groben Chromatinbalken strecken sich in die Länge, werden feiner und feiner und bestehen bald nurmehr aus ganz dünnen Strängen, welche den Kern in allen Richtungen durchsetzen und sich dabei häufig überkreuzen. Sie bilden schließlich eine Art von Gerüst, das nur aus schwach färbbaren Fäden besteht, die an vielen Stellen spindel- und knopfförmig verdickt sind und nur hier die spezifischen Kernfarbstoffe wirklich gut aufnehmen, in den Zwischenbrücken aber blasser erscheinen. Die einzelnen Verdickungen sind von ganz

verschiedener Größe, meist nur sehr klein, eben noch sichtbar und nur in größeren Zwischenräumen erblickt man gröbere Klumpen, die den Faden wesentlich an Dicke übertreffen (Abb. 42). Der Kern ist jetzt vollkommen durchsetzt von einem dichten Netzwerk, dessen einzelne Fäden den geschilderten perlschnurähnlichen Bau zeigen, nur sind die einzelnen Körner eben nicht von gleicher Ausdehnung, zwischen je 2 größeren befinden sich vielmehr 2—5, manchmal auch mehr kleinere. Ueberkreuzungen der Fäden (oder des Fadens?) finden sich stets an den Stellen der größeren Chromatinklumpen, es läßt sich aber niemals mit Sicherheit entscheiden, ob es sich um ein Netzwerk, bestehend aus vielen Einzelfäden, handelt oder nur um einen einzigen, vielfach gewundenen feinen Faden, der sich wegen des engen, für seine Ausbreitung zur Verfügung stehenden Raumes oftmals selbst überschneidet. Es gelingt nämlich jederzeit nicht allzuschwer, den Faden über lange Strecken hin ohne jede Unterbrechung zu verfolgen. Gabelungen kommen nie zur Beobachtung, sondern nur echte Ueberkreuzungen. Von Lininbrücken kann in diesem Zustand nicht gesprochen werden. Alle Teile des Kerngerüstes bestehen aus Basichromatin, nur nehmen die einzelnen Abschnitte den Farbstoff nicht mit der gleichen Intensität auf und erscheinen deshalb gekörnt.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge treten im Innern des Kernes auch stets einige Nukleolen auf, häufig nur ein einziger, manchmal aber auch bis zu dreien. Sie zeigen in bezug auf ihre Lage keine Besonderheiten, bald finden sie sich mehr in der Mitte, bald unmittelbar unter der Oberfläche gelegen, sie sind kreisrund und sehr scharf von der Umgebung abgesetzt, jedoch ohne Hof. Bei Safranin-Lichtgrünfärbung erscheinen sie leuchtend rot, bei Dreifachfärbung nach Flemming violett. Es handelt sich also um Chromatinnucleolen. Ihr erstes Auftreten fällt in die Zeit der Ausbildung des feinen Netzwerkes, von da ab nehmen sie an Größe parallel mit dem Kernwachstum zu, im Höchstfalle erreichen sie einen Durchmesser von 3—4 μ und verschwinden mit der Ausbildung des Monospirems meist wieder vollkommen.

Alle die eben beschriebenen Veränderungen am Bau des Kernes wickeln sich sehr rasch nacheinander ab, Stadien, welche die Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen mit den zuletzt geschilderten Formen verbinden, sind nur verhältnismäßig selten. Meist zeigen sie ein Aussehen, wie es Abbildung 41 wiedergibt; sie

erinnern in ihrem Bau also entfernt an die Ruhekerne anderer Zellen. Der klare Kernsaft ist durchsetzt von dicken Chromatinzügen, die sich häufig überkreuzen. An diesen Stellen färben sie sich stärker, auch erscheinen sie hier meist nicht unbeträchtlich verdickt. Mit der zunehmenden Länge des Fadens, die mit einer wesentlichen Querschnittverringerung einhergeht, bildet sich dann rasch das in Abbildung 43 wiedergegebene Stadium aus. Das frühere Mißverhältnis in der Kernplasmarelation ist, wie schon erwähnt, jetzt wieder ausgeglichen, der Kern besitzt etwa 22 μ Durchmesser, die ganze Zelle 25 μ, selten mehr. Auf Grund dieser Tatsache gehören Rückbildungsvorgänge in der Folgezeit zu den Seltenheiten, die Spermatocyten haben ihre innere Depression überwunden. Die eigentliche Wachstumsperiode ist damit beendet. Der Kern zeigt nunmehr stets kugelrunde Form. Die ganze Zelle schmiegt sich im allgemeinen den umliegenden Gebilden an, wodurch sie verschiedenes Aussehen zeigt; sie besitzt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle jedoch kegelförmige Gestalt, indem der Protoplasmasaum nach einer Seite hin spitzig, auf dem Schnitt dreieckig erscheinend ausgezogen ist, während er im übrigen den Kern gleichmäßig umgibt (Abb. 47—51). An der Stelle der stärksten Protoplasmaansammlung findet sich nunmehr stets das deutlich zweigespaltene Centriol, umgeben von einer schmalen, schwer darstellbaren Sphäre. Nur selten gelingt es, die äußerst dünne Sphärenmembran anschaulich zu machen. Zentralkapseln, wie sie Heidenhain (1900) beschreibt, und fädige in Zusammenhang mit der Sphäre stehende Gebilde im Protoplasma konnte ich nur in ganz vereinzelten Fällen nachweisen, allerdings habe ich diesen Bildungen, wie dem Bau des Plasma überhaupt, keine höhere Aufmerksamkeit zugewendet. Bei den eben beschriebenen Spermatocyten zeigt das Plasma feinen netzigen Bau und außer der Sphäre keine Einlagerungen.

Die Prophasen der ersten Reifungsteilung.

Der dünne, richtungslose Knäuel.

War es während der ganzen Wachstumsperiode nur schwer zu entscheiden, ob die Kernstruktur ein echtes Netzwerk war oder nicht, so vollziehen sich jetzt Veränderungen, welche jeden Zweifel über den Bau des Kerngerüstes verschwinden lassen. Es entwickelt

sich nämlich ein einziger feiner, kontinuierlicher Faden, der den ganzen Kern in zahlreichen Windungen gleichmäßig durchsetzt. Ueberkreuzungen sind jetzt nicht zu beobachten, die einzelnen Teile des Spirems berühren sich nicht, die Windungen zeigen keinerlei Regel in ihrem Verlauf und stehen untereinander nicht durch Lininbrücken in Verbindung. Der Kernsaft ist ganz klar und läßt keine Struktur erkennen. Der Faden ist an vielen Stellen leicht spindelig verdickt und zeigt dadurch häufig eierstabähnliches Aussehen, seine Oberfläche ist glatt. Die einzelnen Körner des Netzwerkes sind also jetzt miteinander verschmolzen und haben dabei etwas an Größe zugenommen. Als Folge davon färben sich nunmehr alle Teile des Fadens gleichmäßig, der einzige Unterschied besteht in der verschiedenen Dicke. Niemals liegen zwei Abschnitte des Spirems auf längere Strecken hin parallel zueinander, kürzere Parallellagerungen einzelner Teile kommen bei dem äußerst mannigfaltigen Verlauf des Gebildes häufig vor, sie bedeuten jedoch stets nur zufällige Lagebeziehungen, denen keinerlei Bedeutung beizumessen ist. In seltenen Fällen sind auch jetzt noch Nucleolen vom oben beschriebenen Bau nachzuweisen, sie gehen jedoch in der Folgezeit rasch im Kernsaft unter (Abb. 45). Die Entstehung dieses Monospirems geht offenbar so von statten, daß der das Netzwerk bildende Faden sich in seinen einzelnen Abschnitten an den Kreuzungsstellen voneinander entfernt. So muß sich aus dem Netzwerk unmittelbar ein kontinuierlicher Knäuel entwickeln, der zunächst den nämlichen Bau wie dieses besitzt. Sehr bald tritt aber die Verschmelzung der einzelnen Körner ein.

Nach der Beendigung des Wachstums kommt es in den Spermatocyten des Olmes also zur Ausbildung eines Monospirems. Dieses läßt sich nicht unmittelbar von den Chromosomen der letzten Oogonienteilung ableiten, da das eben beschriebene netzförmige Kernstadium dazwischen liegt. Alle Vorgänge spielen sich jedoch unmittelbar hintereinander ab, so daß von einem Ruhestadium der Spermatocyten sicher nicht gesprochen werden kann. Die Kontinuität des Chromatins bleibt während der ganzen Zeit gewahrt, es hat lediglich die verschiedensten Umgestaltungen erfahren, welche wohl in der Größenzunahme des Kernes und in der beträchtlichen Verlängerung und Verschmälerung der Teile des Kerngerüstes begründet sind. Während des Wachstums selbst ist die rein fädige Struktur nicht

so deutlich zu erkennen, es gibt vielmehr Stadien, welche die Entscheidung, ob Netz oder Faden, schwer fallen lassen, sobald die Spermatocyten jedoch ihre endgültige Größe erlangt haben, kann über die Struktur der chromatischen Substanz kein Zweifel mehr bestehen, sie bildet jetzt einen dünnen richtungslosen Knäuel.

Bekanntlich bezeichnet Hertwig das ganze Stadium der Spermatocyten von der letzten Spermatogonienteilung bis zur ersten Reifungsteilung als Wachstumsperiode. Schon in meiner vorläufigen Mitteilung über diese Untersuchungen (1918 b) habe ich darauf hingewiesen, daß sich dieses Wachstumsstadium in zwei Unterabteilungen zerlegen läßt, eine erste eigentliche Wachstumsperiode, in welcher tatsächlich eine Vergrößerung der Zelle erfolgt und in eine zweite Periode, in welcher keine wesentliche Größenzunahme mehr statt hat, in der sich aber wichtige Veränderungen an der chromatischen Substanz abspielen. Beide gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, doch ist die erste Periode vor der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels stets beendet.

Der polar gerichtete Knäuel.

Zunächst spielen sich nun wieder solche Veränderungen an der chromatischen Substanz ab, die nur die Struktur, nicht aber ihre Lagebeziehungen betreffen. Der bis dahin vollkommen kompakte Faden wird wieder dünner und feiner und scheint schließlich wieder nurmehr aus einer Reihe feinster Körnchen zu bestehen, die untereinander von sehr verschiedener Größe sind und nur durch ganz schwache, die sauren Chromatinfarbstoffe eben annehmende Brücken in Verbindung stehen. Die Stellen der früheren spindelförmigen Auftreibungen des Fadens sind durch gröbere Klumpen gekennzeichnet, zwischen ihnen liegen 3—4 oder auch mehr wesentlich kleinere Körnchen, oft an der Grenze der Sichtbarkeit. Der ganze Faden bietet jetzt wieder das Bild einer Perlenkette (Abb. 46). Er ähnelt in seinem Bau also wieder den Teilen des früheren Netzwerkes, nur sind die Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Körnern jetzt noch feiner als dort. Dieses Verhalten kommt bei allen Färbemethoden zum Ausdruck, die Gesamtmasse des Chromatins erscheint gegen früher oft etwas verringert (Abb. 45, 46), sie erfährt in der Folgezeit eine wesentliche Konzentration, die eine Vermehrung vortäuschen kann.

Die Konzentration geht in der Art und Weise vor sich, daß die einzelnen Körner näher aneinanderrücken und stellenweise miteinander verschmelzen. Sobald sich diese Veränderungen geltend machen, kann man auch Umgestaltungen in den Lagebeziehungen des Fadens beobachten, jedoch zunächst nur an Zellen, bei denen die Sphäre im Schnitt liegt, die also parallel zur Achse des Kegels getroffen sind. Bei ihnen bemerkt man, wie die einzelnen Schlingen des Fadens in dem dem Zentralkörper gegenüberliegenden Teil des Kernes ihre Richtungslosigkeit verlieren und nunmehr parallel zueinander, senkrecht zur Oberfläche des Kernes in der Richtung auf die Sphäre zu verlaufen. Diese selbst stellt ein kleines, schwer darstellbares, scharf gegen das übrige Plasma abgesetztes kugeliges Gebilde dar, in welchem die beiden Centriolen liegen. Diese zeigen meist punktförmige, selten etwas längliche Gestalt, ihr gegenseitiges Lageverhältnis ist kein konstantes, eine Linie, welche die beiden Gebilde miteinander verbindet, trifft in ihrer Verlängerung den Kern bald unmittelbar, bald schneidet sie ihn tangential, bald trifft sie ihn überhaupt nicht. Die einzelnen Schleifen des Fadens gelangen in der Polseite bis an die deutlich erhaltene Kernmembran, biegen an ihr spitzwinkelig um, verlaufen in den Kern zurück und geben bald ihren gerichteten Lauf wieder auf, um in dem allgemeinen Wirrwarr zu verschwinden (Abb. 47). Freie Enden sind auch hier nicht zu beobachten, die beschriebene Orientierung der Turen geht ohne jeglichen Zerfall des Fadens, nur durch die Konzentration seiner Teile vor sich. Als Folge dieses Vorganges erscheinen die orientierten Abschnitte des Fadens meist dicker als die ungeordneten. In Ausnahmefällen kommen auch jetzt noch vereinzelte Nucleolen zur Beobachtung (Abb. 47).

Durch welche Kräfte die Ordnung der Chromatinmassen bewirkt wird, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Man kann keinerlei Lininbrücken erkennen, unter deren Zug sie erfolgt, sie steht aber ganz offenbar in innerer Abhängigkeit von der Sphäre, wie ja der Umstand beweist, daß sie stets ihren Anfang in dem diesem Gebilde zunächst liegenden Teil des Kernes nimmt, auch der Verlauf der Turen des Fadens, wenn die Ordnung des Kernes eine vollkommene ist, deutet auf solche Beziehungen hin. Irgendwelche Fasern jedoch, welche von den Centriolen zum Kern ziehen, sind niemals zu erkennen, ebensowenig zeigt die Kernmembran irgendwelche Lücken, die den fraglichen Fasern zum Durchtritt

dienen können. Es handelt sich hier also um äußerst feine gegenseitige Wechselbeziehungen, die vielleicht rein chemischer Art sind und deshalb morphologisch nur in ihren Folgeerscheinungen mittels unserer Untersuchungsmethoden nachgewiesen werden können.

Die Orientierung des Fadens schreitet in der gleichen Weise, wie sie begonnen hat, fort und breitet sich über einen immer größer werdenden Bezirk des Kernes aus, gleichzeitig erfährt der Faden selbst eine Verkürzung und Verdickung, ohne dabei jedoch sein perlschnurartiges Aussehen zu verlieren; es findet eben eine Konzentration des Chromatins und Verschmelzung mehrerer kleiner Klumpen zu einem größeren statt. Dadurch werden auch die Verschiedenheiten in der Größe der einzelnen den Faden zusammensetzenden Körner ausgeglichen. Deutlich kann man nunmehr erkennen (Abb. 48), wie die einzelnen Turen gegen die der Sphäre, gegenüberliegende Seite des Kernes zu verlaufen, hier scharf umbiegen, in den Kern zurückkehren und schließlich wieder im wirren Teil des Knäuels verschwinden. An der Grenze beider Abschnitte liegen die Fadenschlingen jetzt besonders dicht, sie überschneiden sich häufig, ohne sich jedoch auch hier jemals zu berühren. Wie schon erwähnt, geht diese Orientierung mit einer Umlagerung der einzelnen Bestandteile des Fadens Hand in Hand, eine Tatsache, die sich sehr schön beobachten läßt und unter anderem auch in der Erscheinung zum Ausdruck kommt, daß die in der Polseite des Kernes gelegenen Teile des Fadens, an welchen sich die Orientierung schon vollzogen hat, etwas dicker erscheinen als diejenigen Abschnitte, welche noch in der gleichen Weise wie früher vielfach gewunden in der Gegenpolhälfte gelegen sind. Erst nach vollkommen durchgeführter Orientierung zeigt der Faden wieder in allen seinen Teilen gleichen Bau.

Die Veränderungen in der Struktur des Kernes nehmen nun ihren Fortgang, indem das Spirem sich weiterhin verkürzt und verdickt. Stets behält es dabei seine Zusammensetzung aus einzelnen Körnern bei und alle Veränderungen in der Form und Lage des Fadens sind in letzter Linie nur durch die gegenseitige Verschiebung und Formveränderungen dieser Einzelelemente bedingt. Sie erscheinen bald nicht mehr als Körner, sondern als kurze Stäbchen, deren Längsachse quer zur Verlaufsrichtung des Fadens gestellt ist, die beiden Enden jedes Stäbchens ragen also frei in, den Kernsaft. Sie sind untereinander von verschiedener Größe

in der Mitte leicht spindelförmig verdickt und an diesen Stellen häufig mit den Nachbarkörnern verklebt. Dadurch wird manchmal das Bild eines zentralen Achsenfadens hervorgerufen und es läßt sich nicht entscheiden, ob dies ein Kunstprodukt der Färbung oder die Folgeerscheinung einer tatsächlichen Verschmelzung der einzelnen Chromatinelemente ist. Am längsten erscheinen die Stäbchen zumeist in denjenigen Abschnitten des Spirems, welche in der Polseite des Kernes gelegen sind, während sich in den übrigen Teilen der frühere perlschnurähnliche Bau noch länger erhält.

Die Orientierung des Fadens schreitet stetig, allerdings nach der großen Anzahl der vorgefundenen gleichen Stadien zu schließen sehr langsam fort, bald erscheint er in den größeren Abschnitten des Kernes geordnet (Abb. 49). Man erkennt jetzt schon deutlich, daß nicht alle Fadenturen quer durch den ganzen Kern verlaufen. Die Mehrzahl von ihnen geht zwar aus dem noch ungeordneten Teil des Knäuels hervor, zieht dann der Krümmung der Kernoberfläche im großen und ganzen folgend bis zu der Stelle der Membran, welche der Sphäre gegenüberliegt und biegt dort scharf um, um wieder parallel zur Kernoberfläche zum entgegengesetzten Teil des Kernes zurückzuverlaufen und sich dort im ungeordneten Abschnitt bald der Beobachtung zu entziehen. Manchmal kehrt eine Tur jedoch schon in der Polhälfte des Kernes in mehr oder weniger flachem Bogen wieder um und verläuft zur Sphärenseite zurück. An solchen Stellen gelingt es schon jetzt leicht, den Faden über große Abschnitte hin fortlaufend zu verfolgen. Hier wie an allen Stellen zeigt es sich dabei deutlich, daß die Kontinuität des Knäuels nirgends unterbrochen ist, es handelt sich vielmehr um ein in sich geschlossenes, kontinuierliches Spirem.

Die anfangs nur in der Polseite des Kernes beobachteten Veränderungen an der chromatischen Substanz greifen schließlich auf alle Abschnitte über. Dabei erfährt der Faden, soweit eine solche Bezeichnung bei dem veränderten Baue jetzt überhaupt noch angewendet werden darf, weiterhin eine wesentliche Verkürzung und auch als Folge der Umwandlung der Körner in quergestellte Stäbchen eine nicht unbeträchtliche Verbreiterung. Offenbar verschmelzen auch häufig mehrere hintereinander gelegene Körner miteinander und bedingen dadurch die Verdichtung des Chromatins, als deren Folge die Verkürzung des Fadens zu beobachten ist. Hand in Hand mit diesen Vorgängen gewinnt der Kern in allen seinen

Teilen wesentlich an Uebersichtlichkeit (Abb. 50, 51). Jetzt ist an geeignet gelagerten Kernen sehr gut die Regelmäßigkeit im Verlauf des Spirems zu erkennen. Alle Turen des Fadens zeigen nämlich eine Verlaufsrichtung mehr oder weniger parallel zur Oberfläche des Kernes gegen diejenige Stelle der Membran zu, welche der Sphäre gegenüberliegt. Hier biegen sie nach wie vor scharf um und verlaufen in den Kern zurück. Bis etwa zu seiner Mitte liegen sie im großen und ganzen parallel, und ändern erst von hier ab ihre Richtung, indem sie in weitem Bogen, manchmal leicht geschlängelt und häufig unterhalb der ganzen Kernmembran gewissermaßen hinkriechend umbiegen, um dann wieder die Richtung gegen die Sphäre hin aufzunehmen. Auch jetzt sind nirgends freie Endigungen zu beobachten, an keiner Stelle im Kerne, auch nicht an der der Sphäre gegenüberliegenden Seite, wo die scharfe Umbiegung erfolgt.

Der lockere richtungslose Knäuel ist nunmehr in den polargerichteten Knäuel umgewandelt, der ganze Vorgang vollzog sich ohne eine Lösung des Zusammenhanges, einzig und allein durch die gegenseitige Verschiebung und Verschmelzung, wahrscheinlich auch Nebeneinanderlagerung der kleinen, den lockeren Knäuel ursprünglich zusammensetzenden Körnchen. Im großen und ganzen verlaufen die Turen des Fadens in der Polhälfte des Kernes jetzt anscheinend parallel zueinander, d. h. alle in der Richtung gegen das Centriol zu. Denken wir uns an die der Sphäre zunächst liegende Stelle der Kernoberfläche eine Tangentialebene angelegt, so verlaufen alle Turen des Fadens in Ebenen, welche auf diese Tangentialebene senkrecht stehen und sich gegenseitig in der Mittelsenkrechten zu ihr schneiden. Sie ziehen in Wirklichkeit nicht vollkommen parallel zueinander, sondern parallel zur Kernoberfläche der Richtung der Meridiane folgend, was am deutlichsten in der Nähe der Sphäre zur Geltung kommt, am wenigsten in der Gegenpolseite, wo die Schleifen in großen Bogen verlaufen und dabei die bestimmte Richtung etwas verlieren. Wenn man daher einen Kern in diesem Stadium von der Gegenpolseite aus zu Gesicht bekommt, so kann man, besonders wenn es sich nur um einen kalottenförmigen Anschnitt handelt, häufig von der Orientierung nichts bemerken (Abb. 52).

Ein ganz anderes Bild dagegen bietet ein Schnitt durch einen solchen Kern in der Nähe der Sphäre parallel zu der Tangential-

ebene, die an den dem Centriol zunächst gelegenen Punkt der Oberfläche angelegt wurde (Abb. 55). Durch ihn werden die hier fast parallel verlaufenden Fadenturen durchweg fast quer getroffen und erscheinen deshalb im Schnitt als Punkte oder als leicht oval geformte Gebilde, die deutlich voneinander isoliert und meist recht übersichtlich angeordnet sind. Nunmehr gelingt es auch, die Zahl der Schleifenturen festzustellen, ähnlich wie es auf dem Querschnitt eines Kabels möglich ist, die einzelnen Fäden, welche ihn zusammensetzen, zu zählen. Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Bild meist ganz klar und übersichtlich, versucht man jedoch bei stärkerer Vergrößerung die einzelnen Fadenquerschnitte zu isolieren, so stößt man sehr bald auf Schwierigkeiten. Nur die wenigsten Turen verlaufen nämlich genau senkrecht zur Schnittrichtung, sind also wirklich quer getroffen, die überwiegend große Mehrzahl ist schräg getroffen und oft liegt gerade der Bogen einer Schleife in der Schnittebene. Eine geringe Verstellung mit der Mikrometerschraube verändert das ganze Bild. Nur bei Verwendung ganz dünner Schnitte und unter Benützung relativ schwacher Vergrößerungen gelang es, die Zahl mit der wünschenswerten Genauigkeit zu ermitteln. Mit Hilfe des Zeichenapparates wurden die Querschnittsbilder von 56 Zellen abgezeichnet und während der Anfertigung der Skizzen die Mikrometerschraube nicht bewegt. Das dabei gewonnene Zahlenergebnis war folgendes: in 46 Fällen 36 Querschnitte, je 2mal 35 und 34, 4mal 33. In 2 Fällen blieben unklare Stellen im Bilde übrig. Als Durchschnitt ergab sich also für die überwiegend große Mehrzahl der Fälle die Zahl 36, also die doppelte Normalzahl der Chromosomen.

Da wir es bei den besprochenen Kernen mit einem kontinuierlichen Faden zu tun haben, der in kreisähnlichen Turen verläuft, so muß jede einzelne Schlinge zweimal getroffen werden, nach dem Gesetz, daß eine Gerade einen Kreis stets an 2 Punkten schneidet. Demnach sind im Kern jetzt $\frac{36}{2}$, also 18 Fadenturen vorhanden oder mit anderen Worten: Im lockeren polargerichteten Knäuel entspricht die Anzahl der Fadenturen der Normalzahl der Chromosomen.

Ebenso aber, wie die Chromosomen untereinander von ganz verschiedener Größe sind, so zeigen auch die Fadenturen ganz

verschiedene Länge, sie berühren zwar alle die Kernmembran an der dem Centriol gegenüberliegenden Stelle, mit ihrem flachen Bogen erreichen sie jedoch nur zum geringsten Teil die entgegengesetzte Seite der Kernmembran, zum Teil gelangen sie nur bis zur Kernmitte. Zwischen diesen beiden extremen Größen finden sich alle Uebergangsformen, wie auch aus den betreffenden Abbildungen (50—58) deutlich zu erkennen ist.

Dieser lockere, polargerichtete Knäuel stellt einen Zustand des Kernes der Spermatocyte dar, der schon bei den verschiedensten Objekten beobachtet wurde, ja er scheint ein konstantes Stadium in der Spermato- und Oogenese zu sein. Bisher wurde er meist mit dem Namen ,,Bukettstadium" belegt. Diese Bezeichnung ist jedoch, wie ich schon früher auseinandergesetzt habe, nicht gut gewählt. Sie geht nämlich, ganz abgesehen davon, daß ein Blumenbukett niemals auch nur annähernd so aussieht wie ein Kern in diesem Zustand, von der irrigen Anschauung aus, daß an dem Zustandekommen dieses Bildes kein kontinuierlicher Faden beteiligt ist, sondern einzelne, bogenförmig verlaufende Chromosomen, die mit ihren freien Enden gegen die Sphäre zu gerichtet sind. Wie ich aber schon öfters betont habe, gibt es in diesem Zustand keine freien Enden, schon die Entstehungsweise des ganzen Bildes, die sich beim Olm in so besonders schöner Weise beobachten läßt, macht dies klar. Aber selbst wenn wir das Zustandekommen der Orientierung nicht kennen würden, so fiele es trotzdem nicht schwer, am vollausgebildeten polargerichteten Knäuel die Kontinuität des Fadens nachzuweisen. Es ist richtig, die Schlingen biegen in der Polhälfte des Kernes sehr scharf, fast spitzwinkelig um, im Gegensatz zur gegenüberliegenden Seite, wo die Richtungsänderung in weitem Bogen ganz allmählich erfolgt. Die Knickungsstelle mag auch die Grenze zwischen je 2 Chromosomen andeuten, ein Spalt jedoch oder eine sonstige deutliche Unterbrechung der Fadens läßt sich nicht nachweisen. Dies kann ohne weiteres schon häufig an dicken Schnitten beobachtet werden, wie sie der Abbildung 47—51 zugrunde liegen, noch besser aber an günstig geführten dünnen Schnitten, wie solche in Abbildung 53 und 54 wiedergegeben sind. Hier liegen jeweils nur wenige Fadenturen in der Schnittebene und man kann dabei ganz deutlich erkennen, daß von einer Unterbrechung des Fadens gar nicht die Rede sein kann. Die Chromosomenzahl kommt demnach lediglich in der Anzahl der Schleifen

turen zum Ausdruck, nicht aber in einem Zerfall in einzelne getrennte Abschnitte.

Die seitlichen Ausläufer.

Diese polare Orientierung bleibt ziemlich lange erhalten, ohne daß sich irgendwelche Veränderungen in der Lage des Fadens beobachten lassen. Dagegen erleidet die chromatische Substanz in Bezug auf ihren Bau auch weiterhin tiefgreifende Umgestaltungen. Die Zusammensetzung des Spirems aus einzelnen quergestellten Stäbchen wird klarer und klarer, die Stäbchen verlängern sich nach den Seiten (Abb. 53 und 56). Wenn dieses Wachstum stärkeren Umfang angenommen hat, dann erscheinen sie nie mehr gleichmäßig dick, sondern deutlich spindelförmig, indem der dickste, zentrale Abschnitt den eigentlichen Faden bildet, während die beiden häufig leicht geschlungen und gewunden frei in den Kernsaft ragenden Enden wesentlich dünner sind. Unwillkürlich erinnert der Bau der chromatischen Substanz jetzt an die in der Ovogenese so häufig aufgefundenen, zuerst von Rückert (1892) eingehend beschriebenen und als Lampenzylinderputzer-Formen bezeichneten Zustände der Chromosomen, nur mit dem Unterschiede, daß in den Keimbläschen der Eier eine zentrale Körnerreihe nicht nachgewiesen werden kann, während sie bei den Spermatocyten des Olmes sehr deutlich ausgebildet ist.

Die seitlichen Ausläufer werden nach und nach immer dünner und länger, der Unterschied gegenüber den zentralen Körnern tritt dadurch immer deutlicher zutage (Abb. 57, 58). Das Spirem zeigt jetzt wieder, wie vor der polaren Orientierung, perlschnurartigen Bau, nur gehen von den „Perlen" seitliche Ausläufer in den Kernsaft. Am schönsten zeigen sich diese Bilder bei der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode, durch typische Kernfärbemittel kommen sie nicht so deutlich zum Ausdruck, da das Chromatin in diesem Zustand offenbar eine geringere Affinität für spezifische Kernfarbstoffe besitzt, es färbt sich schlechter und zwar in erster Linie die seitlichen Ausläufer, die stets wesentlich blasser erscheinen, als die zentrale Körnerreihe. Auch diese Eigenschaft haben die hier beschriebenen Kernformen mit den Lampenzylinderputzer-Formen gemeinsam, es vollziehen sich offenbar an der chromatischen Substanz tiefgreifende chemische Veränderungen, welche Umgestaltungen

in der Zusammensetzung und damit der Reaktionsfähigkeit zur Folge haben. Die schlechtere Färbbarkeit ist jedoch auch hier niemals durch eine Auflösung oder ein völliges Verschwinden des chromatischen Knäuels bedingt.

Der dicke, richtungslose Knäuel.

Die seitlichen Ausläufer bleiben nicht lange erhalten, sie verschwinden vielmehr bald wieder, offenbar schmelzen sie ab und werden im Kernsaft resorbiert. Die Einleitung dieses Vorganges stellt ihre schlechtere Färbbarkeit dar, die sich sehr bald auch bei der Eisenhämatoxylinmethode deutlich geltend macht, hier erscheint dann die zentrale Körnerreihe schwarz, die seitlichen Ausläufer aber hellgrau, ihre Konturen sind häufig undeutlich. Mit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer treten feine Lininbrücken auf, welche die einzelnen Abschnitte des Fadens miteinander verbinden und gleichzeitig geht die polare Orientierung verloren (Abb. 59). Wenn auch die ursprüngliche Verlaufsrichtung zwar im großen und ganzen zunächst noch zu erkennen ist, so ziehen doch die Turen des Fadens jetzt wieder ziemlich regellos durch den ganzen Kern, sie durchsetzen ihn in großen Windungen, die sich gewöhnlich über die ganze Kerndicke erstrecken, Schlängelungen und feinere Windungen sind jetzt kaum mehr zu erkennen. Durch die Uebersichtlichkeit des Kernbildes und vor allem durch die größere Dicke der Körnchen unterscheidet sich dieses Stadium ohne weiteres vom dünnen richtungslosen Knäuel. Das Chromatin ist jetzt eben wesentlich mehr konzentriert, alles Trophochromatin ist abgegeben, die Windungen des Fadens sind deshalb vielmehr gestreckt. Man kann diesen Zustand als d i c k e n, r i c h t u n g s l o s e n K n ä u e l bezeichnen. Auch jetzt noch zeigt es sich klar, daß der Knäuel ein kontinuierlicher ist, daß also noch kein Zerfall in einzelne Chromosomen stattgefunden hat, denn niemals gelingt es auch jetzt, trotz der großen Uebersichtlichkeit des Bildes, freie Enden nachzuweisen.

Die Flemmingfixierung kann auch bei den zuletzt beschriebenen Kernformen zu recht erheblichen Täuschungen führen. Der dünne richtungslose Knäuel wird in den oberflächlichsten Schichten meist vollkommen zerstört, die Kerne erscheinen dann gleichermaßen homogen. Mit der zunehmenden Konzentration des Chromatins wächst auch seine Widerstandskraft gegenüber der Osmiumsäure, im Stadium des polargerichteten Knäuels sind deshalb die Kern-

strukturen meist auch in den oberflächlichsten Schichten des Hodens noch leidlich erhalten. Besonders schädigend wirkt jedoch der Einfluß der Flemmingfixierung auf diejenigen Kerne, bei denen das Chromatin unter dem Einfluß chemischer Umsetzungen verringerte Färbbarkeit zeigt. Hier finden sich dann häufig bis in tiefere Schichten des Hodens Zellen, in denen auch mittels der Eisenhämatoxylinmethode keinerlei Spuren einer Struktur nachweisbar sind, vielmehr erscheinen die Kerne grau, homogen, das Chromatin ist also durch die Osmiumsäure mehr oder weniger zerstört. Im Stadium des dicken richtungslosen Knäuels dagegen ist die Konzentration der chromatischen Substanz eine so starke, daß sie allenthalben den Einflüssen der Fixierung trotzt und bis in die oberflächlichsten Schichten meist leidlich erhalten bleibt.

Was die als Synapsis bezeichnete Zellform betrifft, so konnte ich sie beim Olm in ganz seltenen Fällen nachweisen, sie betraf zumeist Zellen im Zustand des dünnen richtungslosen Knäuels, manchmal auch solche mit deutlich ausgebildeter polarer Orientierung. Da ich die Synapsis für eine regressive Zellform, für den Ausdruck der beginnenden Degeneration halte, welche niemals in den normalen Entwicklungsgang der Spermatocyte eingereiht werden darf, so werde ich auf sie erst in einer späteren Mitteilung, welche die Rückbildungsvorgänge im Olmhoden behandelt, ausführlich zu sprechen kommen.

Während der zuletzt beschriebenen Vorgänge haben die Spermatocyten weder ihre Größe noch auch ihre äußere Form verändert, ihr Kern besitzt noch immer einen Durchmesser von 20—22 μ, die ganze Zelle einen solchen von 24—26 μ. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß zwei Spermatocyten, welche das nämliche Kernbild zeigen und in ein und demselben Hoden, ja sogar in einer Cyste beieinander liegen, sehr beträchtliche Größenunterschiede aufweisen können, im Höchstfall solche von 3—4 μ. Scheinbar unterliegen beim Olme die Zellelemente besonders starken individuellen Schwankungen in Hinsicht auf ihre Größe, ein Umstand, der jedoch in Anbetracht der klaren, durch die Lage im Hoden gekennzeichneten Orientierung und Seriierung der einzelnen Stadien in keiner Weise störend wirkt.

Die Längsspaltung des Fadens und die Teilung in einzelne Chromosomen.

Unmittelbar nachdem der Faden die polare Orientierung aufgegeben hat, spaltet er sich der Länge nach in zwei Tochterfaden. Der Vorgang beginnt gleichzeitig an verschiedenen Abschnitten des Spirems, man bemerkt zuerst an einzelnen Stellen nadelösenförmige, längsgestellte Lücken, die sich dann zu längeren Spalten erweitern. Sehr bald ist die Spaltung in allen Abschnitten vollendet, die beiden Spalthälften rücken jedoch zunächst noch nicht auseinander, sondern bleiben parallel nebeneinander liegen, oft auf kurze Strecken wieder ganz dicht nebeneinander verlaufend, so daß hier der Längsspalt nicht zu erkennen ist. In Hinsicht auf ihren Bau gleichen die Tochterfäden ganz dem Mutterfaden, aus dem sie entstanden sind, sie zeigen feinste Körnung, perlschnurartiges Aussehen. Die einzelnen Körner sind untereinander von ziemlich gleicher Größe, nur an ganz vereinzelten Stellen finden sich etwas stärkere Auftreibungen und Verdickungen (Abb. 60).

Unmittelbar nach dieser Längsspaltung und noch bevor sie ganz durchgeführt ist, tritt auch eine Querteilung des Spirems in einzelne Segmente, die Chromosomen ein. Zunächst ist sie nur daran zu erkennen, daß freie Enden in dem bis dahin kontinuierlichen Knäuel auftreten, ein mehr oder weniger breiter Querspalt trennt an verschiedenen Stellen den Zusammenhang des Fadens. Die Anzahl der Chromosomen läßt sich jedoch noch nicht bestimmen, die einzelnen Teilstücke des Fadens sind von zu verschiedener Länge und dabei sehr stark gewunden, bald lassen sie sich durch den ganzen Kern hindurch verfolgen, biegen an der Oberfläche angekommen um und verlaufen im Bogen wieder noch ein gutes Stück in den Kern zurück, bis der nächste Querspalt zu erkennen ist, der ihr Ende anzeigt. Bald wieder sind sie nur kurz und scheinen kaum die Länge eines halben Kerndurchmessers zu besitzen. In Hinsicht auf ihre Lagerung zeigen sie keinerlei Regel, sie überkreuzen sich auch häufig, ohne sich jedoch jemals zu berühren und es ist deshalb ein vergebliches Bemühen, auch mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens, in diesem Zustand ihre Zahl bestimmen zu wollen, so wichtig eine solche Feststellung auch vom theoretischen Gesichtspunkt aus wäre. Deutlich läßt sich auch jetzt noch erkennen, daß die einzelnen Chromosomenpaare nicht vollkommen isoliert im

Kernsaft liegen, sondern untereinander durch allerfeinste, häufig an der Grenze des Sichtbaren liegende Lininbrücken verbunden sind. Diese sind ja seit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer und dem Verschwinden der polaren Orientierung stets vorhanden und verbinden die einzelnen Abschnitte des kontinuierlichen Knäuels und nach seinem Zerfall die einzelnen Chromosomen miteinander. In der Folgezeit werden sie deutlich und deutlicher, sie verschwinden erst wieder nach der Auflösung der Kernmembran und dem Eintritt der Chromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung. Unter ihrem Zug vollzieht sich wohl in der Hauptsache die Verlagerung der Chromosomen gegeneinander, die in der nächsten Zeit beobachtet werden kann.

Die Pseudoreduktion durch Tetradenbildung.

Zuerst erfolgt nun eine Verkürzung der einzelnen Chromosomenpaare, die mit einer Verdickung Hand in Hand geht, es findet also abermals eine Konzentration des Chromatins statt, beziehungsweise der Vorgang, welcher während der ganzen Entwicklung der Spermatocyten am kontinuierlichen Faden zu beobachten war, setzt sich auch jetzt nach dem Zerfall an den einzelnen längsgespaltenen Chromosomen fort. Bald erscheinen sie wesentlich dicker, zeigen auch häufig, besonders an Stellen, an denen sie ihre Verlaufsrichtung ändern, plumpe, knopfförmige Auftreibungen (Abb. 61). Auch jetzt gelingt aber die Feststellung der Zahlenverhältnisse noch nicht, da die einzelnen Gebilde noch immer zu unregelmäßigen Verlauf zeigen und an Größe zu verschieden sind. Bald erblickt man leicht hackenförmig gebogene, bald U- oder S-förmig verlaufende Paare, bald solche, die auf lange Strecken hin wellenförmig gebogen, ja selbst korkzieherartig gewunden erscheinen. Stets führen dabei die beiden Spalthälften alle Biegungen und Windungen gemeinsam aus, sie liegen im großen und ganzen genau parallel, kaum ½—1 μ voneinander entfernt, und nähern sich von Zeit zu Zeit bis zur Berührung. Ob dabei eine Ueberkreuzung der beiden Hälften erfolgt, läßt sich in diesem Stadium noch nicht feststellen. Das Protoplasma zeigt nach wie vor den nämlichen netzigen Bau, das Centriol ist gespalten und liegt in der kleinen, meist kreisrunden Sphäre, die Sphärenmembran läßt sich hie und da deutlich darstellen.

Uebersichtlich erscheinen die Kernbilder jetzt wieder bei Flemmingfixierung, wo das Chromatin geschrumpft und der Kern-

saft homogen erscheint, da die Lininbrücken fast ganz zerstört sind (Abb. 62, 63). Hier kann man jetzt häufig an den Chromosomen stachel- und dornförmige seitliche Auswüchse erkennen, die bei anderen Fixierungsarten nicht in Erscheinung treten, also gleichfalls wohl eine Folge der Osmiumsäurewirkung und der durch sie erzeugten ungleichmäßigen Schrumpfung des Chromatins sind. Jetzt färben sich die Chromosomen sehr deutlich und intensiv mit allen Kernfarbstoffen, besonders schön sind die mit der Dreifachfärbung erzielten Bilder, während die Eisenhämatoxylinmethode die eben beschriebenen Stadien nicht so klar zur Anschauung bringt. Die Niederschläge setzen sich nämlich oft hartnäckig zwischen den Chromosomenpaaren fest (Abb. 64); diese erscheinen dann als breites, plumpes Band, während an anderen Stellen der feine Bau der Chromosomen deutlich zutage tritt. Setzt man aber die Differenzierung länger fort, dann entfärben sich die ursprünglich gut dargestellten Paare vollkommen und dann erst kommt an den zuerst bandförmig erscheinenden Abschnitten die Doppelstruktur der Fadengebilde zur Geltung. Es sind dies Fehlerquellen, die in der Natur des Verfahrens begründet sind und der künstlichen Nukleolenerzeugung an die Seite gestellt werden können, die ja leider die Verwendbarkeit der sonst so vorzüglichen Methode etwas einschränken.

Durch die fortschreitende Konzentration des Chromatins gewinnt das Kernbild mehr und mehr an Uebersichtlichkeit. Die Chromosomenpaare werden weiterhin kürzer und dicker, bald erkennt man deutlich, daß die beiden Spalthälften nicht mehr nebeneinander liegen, sondern umeinander gewunden sind, sich dabei mehrfach überschneidend, sie können sich zwei-, drei- und mehrmals überkreuzen, wodurch die bekannten Bilder entstehen. Ebenso wie die Länge, so ist auch die Form der einzelnen Paare noch immer sehr verschieden, häufig erscheinen sie hufeisenförmig gebogen, die beiden Schenkel dieser Schleife liegen auf lange Strecken hin parallel, so daß hier vier Einzelfaden nebeneinander zu liegen scheinen. Mit der zunehmenden Uebersichtlichkeit des Kernbildes tritt auch mehr und mehr eine Erscheinung zutage, die sich bis dahin nicht deutlich beobachten ließ. Während nämlich im allgemeinen die Chromosomenpaare vollkommen regellos im Kern zu liegen scheinen, also keinerlei gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis zeigen, erblickt man nunmehr häufig auch Paare, deren Längsachse unmittelbar ineinander übergeht, und die nur durch einen schwachen Querspalt

voneinander getrennt sind. Dieser kann so gering sein, daß es oft schwer fällt, seine Anwesenheit überhaupt festzustellen und gerade dieser Umstand macht die Ermittlung der Chromosomenzahl auch jetzt noch äußerst schwierig. Am klarsten liegen die Verhältnisse jetzt wieder in mit Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Kernen, in denen lediglich die Chromosomen dargestellt sind und infolge der starken Schrumpfung ihrer Substanz die Abstände zwischen den einzelnen Fadenpaaren größer und deutlicher erscheinen als sie es tatsächlich sind. Mit Hilfe des Rekonstruktionsverfahrens gelang es mir bei einer ganzen Reihe derartiger Kerne (Abb. 62, 65), die Zahl der Chromosomenpaare zu ermitteln; sie beträgt 18, ist also gleich der Normalzahl der Chromosomen. Bei anders konservierten Kernen gelingt die Feststellung der Zahl nur in Ausnahmefällen, gewöhnlich bleiben hier einige unklare Stellen zurück, bei denen sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden läßt, ob es sich um ein einziges oder zwei durch Querspalt getrennte Einzelpaare handelt. Die an 20 mit Sublimateisessig fixierten Zellen gewonnenen Ergebnisse sind folgende: 8mal, also fast in der Hälfte der Fälle waren 9 Paare vorhanden, 5mal 18 Paare, in den übrigen Fällen fanden sich je 1mal 17, 15, 12, je 2mal 11 und 10 Paare. Die aufgefundenen Zahlen bewegen sich also durchweg zwischen der Normalzahl der Chromosomen 18 und ihre Hälfte 9. Die Erklärung für dieses auf den ersten Blick recht merkwürdige Verhalten ist leicht zu geben, wenn man die weiteren Vorgänge im Kerne berücksichtigt, ich komme daher erst weiter unten auf sie zu sprechen.

Das Chromatin erfährt weiterhin eine noch stärkere Konzentration, die Chromosomen verkürzen und verdicken sich noch beträchtlich. Durch diesen Vorgang wird auch die Zahl der gegenseitigen Ueberkreuzungen und Verschlingungen verringert, die Paare sind bald auch nicht mehr so stark gewunden, sondern erfahren eine mehr oder weniger große Streckung. Gleichzeitig legen sich je zwei Chromosomenpaare mit ihren Enden aneinander und verschmelzen vollkommen miteinander, so daß es bald nicht mehr gelingt, den ursprünglich trennenden Querspalt nachzuweisen. Diese Vereinigung war ja vom Beginn der Teilung des Fadens an vorbereitet, denn man findet stets in allen Kernen nach dem Zerfall des dicken Knäuels Chromosomenpaare, welche mit ihren Enden mehr oder weniger nahe aneinander liegen und so ihre Zusammengehörigkeit kennzeichnen. An vielen Stellen ist diese allerdings

nicht so deutlich ausgeprägt, da häufig die beiden zusammengehörenden Paare unter einem Winkel aneinanderstoßen; manchmal finden sich auch einzelliegende Chromosomenpaare, welche keinerlei Zugehörigkeit zu anderen Paaren erkennen lassen. Offenbar findet die endweise Vereinigung von je zwei Paaren nicht bei allen Elementen eines Kernes gleichzeitig statt und diesem Umstand sind die Unterschiede in den oben angeführten Ergebnissen meiner Zählungen zuzuschreiben.

Ursprünglich sind in jedem Kern 18 Chromosomenpaare vorhanden. Von ihnen vereinigen sich je 2 miteinander, das Endergebnis, durch das die Pseudoreduktion bewirkt wird, sind also 9 Chromosomengruppen. Wie schon erwähnt erfolgt diese Konjugation bei den einzelnen Gebilden eines Kernes zu verschiedenen Zeiten und das Ergebnis einer Zählung wird verschieden ausfallen, je nachdem wieviel Paare sich schon vereinigt haben. Im günstigsten Fall, besonders bei Flemmingfixierung, kann man alle Paare getrennt voneinander darstellen, bei anderen Konservierungsmethoden gelingt selbst in sehr übersichtlichen Kernen, also solchen, in denen die Konzentration des Chromatins eine beträchtliche ist, niemals die Isolierung aller Gebilde und dementsprechend finden sich hier häufiger 9 Chromosomengruppen als 18 und sehr häufig Zahlen, die zwischen den beiden liegen, da eben einige Chromosomenpaare schon verschmolzen sind, andere aber nicht. Nach vollzogener Vereinigung weist aber zunächst keine Erscheinung mehr auf den Vorgang selbst hin. Die einzelnen Chromosomen sind untereinander an Länge äußerst verschieden (Abb. 65, 66), sie können in dieser Hinsicht um das 3—4fache differieren, die Größe bietet uns also keinerlei Anhaltspunkt für die vollzogene Vereinigung. Häufig verschmelzen auch nicht gleich lange Paare miteinander, sondern es kann fast als Regel bezeichnet werden, daß sich besonders lange Gebilde mit besonders kurzen vereinigen; dadurch erfolgt ein gewisser Größenausgleich, als dessen Folge die Chromosomengruppen nicht mehr so stark in bezug auf ihre Länge voneinander verschieden sind, als die einzelnen Paare. Allerdings finden sich bis zum Eintritt der Chromosomen in die Spindel der ersten Reifungsteilung manchmal auch noch einzelliegende Paare, die sich stets durch ihre geringe Größe auszeichnen und zu Unterschieden in den Ergebnissen der Zählung führen können. Es kann eben die Vereinigung der Chromo-

somen erst sehr spät, selbst erst in der Prophase der ersten Reifungsteilung erfolgen.

Durch die endweise Konjugation von 2 Chromosomenpaaren kommt es zur Ausbildung von echten Vierergruppen, also Gebilden, die aus 4 einzelnen Chromatinelementen zusammengesetzt sind. Ueber ihre Entstehung kann beim Olm kein Zweifel bestehen, sie erfolgt durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen.

Wenn sich die Konjugation an allen oder wenigstens der überwiegend großen Mehrzahl der Chromosomenpaare vollzogen hat, dann liegen die Verhältnisse in den Kernen, auch als Folge der immer stärker werdenden Konzentration des Chromatins, wesentlich klarer und die Feststellung der Zahlenverhältnisse gelingt jetzt mit der wünschenswertesten Sicherheit. Am frühesten ist sie wieder bei Flemmingfixierung möglich; Abbildung 67 zeigt einen derartigen Kern, die Lininbrücken sind nicht erhalten, die Chromosomen zeigen unregelmäßige Oberfläche, als Wirkung der Fixierung. Es sind 9 Tetraden vorhanden, aber nur an einer einzigen von ihnen (rechts im Bilde) ist ein deutlicher Querspalt zu erkennen. Bei mehreren ist die Verschmelzungsstelle durch eine zum Teil sehr scharfe, winkelige Knickung gekennzeichnet, eine Erscheinung, die später zur Regel wird, die man aber sehr häufig schon jetzt beobachten kann. Eine Tetrade (links oben) zeichnet sich durch besondere Kürze aus.

Die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen, also die Konzentration des Chromatins schreitet weiterhin gleichmäßig fort. Gleichzeitig lösen sich die gegenseitigen Verschlingungen der Spalthälften, sie liegen jetzt, wenn es sich um sehr kurze Gebilde handelt, entweder parallel oder sich einmal überkreuzend beieinander, die längeren bilden noch die bekannten 8- und X-förmigen Figuren. Dabei ist die endweise Vereinigung der beiden zu einer Tetrade gehörigen Paare so fest geworden, daß ein Querspalt nie mehr nachzuweisen ist, die Pseudoreduktion ist jetzt also beendet. Wenn man die Entstehung nicht beobachtet, sondern lediglich die jetzt beschriebenen Formen zu Gesicht bekommen hätte, dann könnte man jetzt jede Tetrade für ein einziges längsgespaltenes Chromosoma halten, dessen Spalthälften sich umeinander schlingen. Wie schon erwähnt finden sich aber auch jetzt noch manchmal einzelne Paare, bei denen die Vereinigung unterblieben ist. Abbildung 68 stellt einen solchen Fall dar, die Zelle ist aus drei Schnitten rekonstruiert,

die im ersten Schnitt liegenden Elemente sind ausgezeichnet, die andern als Schatten angedeutet. Im ganzen waren 10 Chromatingebilde vorhanden, zweifellos gehören jedoch die beiden kleinen, in der Abbildung zu unterst gelegenen, zu einer einzigen Tetrade, obwohl sie noch ziemlich weit voneinander entfernt liegen. Nur durch die Richtung ihrer Längsachse deuten sie ihre Zusammengehörigkeit an.

Zellen wie die eben beschriebenen finden sich in großer Anzahl als Beleg dafür, daß die Chromosomen in diesem Zustand ziemlich lange verweilen, bevor sie in die erste Reifungsteilung eintreten. Ich habe die Zahlenverhältnisse bei einer ganzen Reihe derartiger Zellen festgestellt, meistens, d. h. unter 3 Fällen 2mal, sind 9, sonst 10 Chromosomengruppen vorhanden. Im letzteren Falle konnten aber fast immer 2 von ihnen, so wie jetzt eben geschildert wurde, auf Grund ihrer geringen Größe und der besonderen Lage als zusammengehörig gekennzeichnet werden. Die Zahl der Tetraden können wir, wie nach ihrer Entstehungsweise ja ganz selbstverständlich ist, auf 9, also gleich der Hälfte der Normalchromosomenzahl festsetzen.

Untereinander sind die einzelnen Tetraden auch jetzt noch durch Lininbrücken verbunden, die an Dicke ständig zunehmen und dadurch an Deutlichkeit gewinnen. Bald erkennt man, daß auch sie leicht gekörnt erscheinen, ja sogar perlschnurartigen Bau zeigen können. Sie setzen allenthalben an den Chromosomen an und bewirken offenbar die gegenseitigen Lageveränderungen dieser Gebilde. Ob sie durch ihren Zug auch die endweise Vereinigung der Chromosomenpaare bedingen oder ob für diesen Vorgang andere Kräfte, die vielleicht in den Chromosomen selbst gelegen, sich unserer Beobachtung entziehen, verantwortlich zu machen sind, läßt sich nicht feststellen. Die Kernmembran ist in diesem Zeitpunkt noch deutlich darstellbar, am Protoplasma und seinen Einschlüssen haben sich keinerlei Veränderungen vollzogen. Der von O. Hertwig als Wachstumsperiode bezeichnete Abschnitt der Spermatocytenentwicklung ist mit diesem Stadium abgeschlossen, es beginnt nunmehr die erste Reifungsteilung.

Die erste Reifungsteilung.

Der Kern besitzt jetzt einen Durchmesser von 22—24 μ, die ganze Zelle einen solchen von 26—30 μ, die Größenzunahme seit

der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels ist also eine ganz unbedeutende, falls überhaupt von einer solchen gesprochen werden kann. Zweifellos findet aber während der Prophasen der ersten Reifungsteilung noch eine Vermehrung des Protoplasma und damit eine Vergrößerung der ganzen Spermatocyte statt. Denn während unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran der Durchmesser der ganzen Zelle 30 μ kaum übersteigt, so beträgt er in den Metaphasen und Anaphasen bis zu 40 μ und darüber. Eine geringe Vergrößerung des Gesamtdurchmessers mag wohl dadurch bedingt sein, daß der kegelförmige Protoplasmazipfel, in welchem die Sphäre gelegen ist, zu Beginn der eigentlichen Mitose eingezogen wird, die Zelle besitzt dann wieder kugelige oder längsovale Form. Eine so beträchtliche Größenzunahme, wie sie jedoch während der Mitose zu beobachten ist, kann durch die Einziehung des Protoplasmas allein nicht erklärt werden, sie muß demnach auf einem tatsächlichen Zellwachstum beruhen, das sich während der Vorgänge im Zellinneren, Hand in Hand mit diesen, abspielt und so die entsprechende Kernplasmarelation bei den Tochterzellen bewirkt. Den nämlichen Vorgang konnte ich ja schon bei der Teilung der Spermatogonien im Ruhehoden beobachten, während er bei den massenhaften Spermatogonienteilungen zu Beginn der Geschlechtsperiode nicht so deutlich zu erkennen ist, ein Umstand, der wohl in erster Linie die starke Verkleinerung der Spermatogonien während dieses Zeitabschnittes erklärt.

Das erste Zeichen der beginnenden Teilung ist das Verschwinden der Kernmembran. Sie wird dünner und dünner, zerfällt schließlich wieder zuerst an der der Sphäre zunächst liegenden Stelle und kurze Zeit darauf vollständig. Mit ihr verschwinden auch die Lininfäden, welche bis dahin die einzelnen Tetraden untereinander verbunden hatten, und als Folge davon werden die Tetraden in der ganzen Zelle verteilt (Abb. 69, 70). Dabei kann man häufig beobachten, daß sich in der Mitte des Plasmaleibes eine größere Anzahl von ihnen, meist 3—5, zusammenballen und so zur Bildung sternförmiger Figuren, ähnlich wie in den Telophasen der Teilungen führen. Ob es sich dabei stets um ganz natürliche Bilder oder um Fixierungsprodukte bzw. mehr oder weniger krankhafte Erscheinungen handelt, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ich glaube jedoch, daß wir es mit normalen Verhältnissen zu tun haben. Bis zur Auflösung der Kernmembran regelt das Liningerüst

die Lageverhältnisse der Tetraden, nach seinem Verschwinden aber unterliegen sie offenbar keinem richtenden Einfluß mehr, solange bis sich die Spindelfasern an ihnen ansetzen und durch ihren Zug die gegenseitige Lage bestimmen. In dem kurzen, zwischen den beiden Perioden liegenden Abschnitt kommt es nun offenbar häufig zu außergewöhnlichen Lageverhältnissen, die von irgendwelchen uns noch unbekannten Verhältnissen abhängig sind. Jedenfalls können wir in dieser Zeit keinerlei Bildungen beobachten, welche irgendeinen lagebestimmenden Einfluß auf die Tetraden ausüben. Die nämlichen Vorgänge lassen sich übrigens auch bei den Spermatogonienteilungen beobachten, nur nicht in gleich schöner Ausbildung wie hier. Das Protoplasma zeigt während dieser Zeit netzigen Bau, die einzelnen Fasern des Netzes lassen deutlich eine Zusammensetzung aus feinen Körnern erkennen. Die Centriolen liegen nahe beieinander, die Sphärenmembran ist verschwunden, einzelne Spindelfasern sind zu erkennen, sehr deutlich sichtbar sind die Randstrahlen.

In der Folgezeit rücken die Centriolen rasch auseinander, die Strahlung wird deutlicher (Abb. 71), am schönsten darstellbar sind aber die Randstrahlen, während die eigentlichen Spindelfasern kaum zu erkennen sind. Während der Zelleib nun die oben erwähnte Vergrößerung erfährt, werden die Tetraden in der einen Hälfte der Zelle zusammengedrängt, die Centriolen liegen zuerst in der Mitte und rücken dann, gleichzeitig sich voneinander entfernend, in die andere Hälfte der Zelle. Nunmehr heften sich die Strahlen an den chromatischen Gebilden an und unter ihrem Zug geht die folgende Verlagerung vor sich (Abb. 72).

Mit dem weiteren Auseinanderrücken gelangen die Centriolen an die beiden Zellpole, durch den Zug der Fasern werden die Tetraden zwischen sie gelagert und in den Mutterstern eingeordnet. Bis zu diesem Zeitpunkt sind aber auch noch wichtige Veränderungen an den Chromosomen selbst vorgegangen, deren Beschreibung uns zunächst obliegt. Das Chromatin hat sich weiterhin konzentriert, gleichzeitig sind die gegenseitigen Ueberkreuzungen der beiden Spalthälften der Chromosomen aufgehoben, die beiden Längshälften liegen nunmehr stets parallel zueinander. Hand in Hand damit wird die winkelige Knickung an der Vereinigungsstelle der Chromosomenpaare, die schon vorher in vielen Fällen mehr oder weniger deutlich ausgebildet war (Abb. 70), stärker und stärker, bis schließlich der Winkel 60° und darunter beträgt (Abb. 71, 73, 74). Bei günstiger

Lagerung und entsprechender Fixierung und Färbung kann man jetzt neuerdings den Querspalt in den Tetraden erkennen (Abb. 70. 74). Natürlich kommt diese Winkelstellung nur dann voll zur Geltung, wenn die Ebene des Winkels mit der Schnittebene zusammenfällt. Die Erscheinung ist um so undeutlicher zu sehen, je kleiner der Winkel ist, den die beiden Ebenen miteinander bilden, und kommt überhaupt nicht zur Anschauung, wenn die Winkelebene senkrecht auf die Schnittebene steht.

Hat die Konzentration des Chromatins ihren Höhepunkt erreicht, dann ist jegliche Ueberkreuzung und Verschlingung der Chromosomenlängshälften verschwunden, diese liegen vollkommen parallel zueinander. Das Bild, welches eine Tetrade in diesem Zustand bietet, ist vollkommen abhängig von der Schnittrichtung. Liegt die Winkelebene in der Schnittebene, dann kommt die Knikkung und mit ihr der Querspalt deutlich zur Anschauung, das Bild ist also schematisiert, so wie es die beifolgende Textabbildung 2



Textabb. 2.



Textabb. 3.

darstellt (Abb. 71). Steht aber die Winkelebene senkrecht zur Schnittebene, dann erscheint die Tetrade als geradegestrecktes Gebilde, der Querspalt ist nicht oder nur undeutlich zu erkennen, umso deutlicher aber der Längsspalt und es bietet sich dann ein Bild, wie es Textabbildung 3 wiedergibt (Abb. 72 Mitte). Meist kann man jetzt auch erkennen, daß an der Stelle der endweisen Vereinigung der beiden Chromosomen bzw. ihrer Spalthälften eine leichte Verdickung auftritt (Abb. 72). Zumeist nehmen jedoch die Tetraden eine Lage ein, die ein Mittelding zwischen den beiden eben beschriebenen Extremen bildet, es kommt dann sowohl die Knickung als auch der Längsspalt zur Anschauung, dieser letztere allerdings nur unvollkommen (Abb. 74).

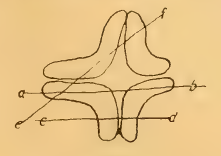
Jetzt können wir also an jeder Tetrade einen Querspalt unterscheiden, der die Vereinigungsstelle der beiden Chromosomen kennzeichnet und einen Längsspalt, welcher die Längshälften jedes Chromosoma voneinander trennt und für je zwei konjugierte Chromosomenpaare in einer Ebene liegt. Zunächst erscheint der Querspalt

sehr klein und schmal, der Längsspalt aber sehr lang und deutlich. Das Einrücken der Vierergruppen in den Aequator der ersten Richtungsspindel erfolgt nun stets in der Art und Weise, daß sich der Längsspalt in die Aequatorialebene einstellt, der Querspalt aber senkrecht zu ihr, also in der Richtung der Spindelfasern. In der Seitenansicht der Spindel ist dabei von der winkeligen Knickung der Tetraden nichts zu beobachten (Abb. 72), sie kommt nur in der Polansicht zur Geltung (Abb. 73—77). Hier zeigt es sich deutlich, daß eine Gesetzmäßigkeit in bezug auf die Lage besteht, die wir schon von somatischen Mitosen her kennen, indem nämlich die Spitze des Tetradenwinkels stets zentralwärts, gegen die Symmetrieachse der Spindel zu gewendet ist, die beiden Schenkel aber, also die freien Enden der Tetraden gegen die Zelloberfläche. Die Deutlichkeit, in der sich diese Vorgänge zeigen, ist im großen und ganzen unabhängig von der Konservierungsart, sie kommen jedoch am schönsten in allen Einzelheiten bei Flemmingfixierung zur Geltung. Fast niemals bieten jetzt aber zwei Tetraden in einer Zelle das nämliche Bild. Denn ganz abgesehen von der verschiedenen Größe ist auch ihr Entwicklungszustand ein ganz verschiedener.

In der ersten Reifungsteilung werden dann die beiden durch Längsspaltung entstandenen Hälften einer Tetrade voneinander getrennt, während die endweise vereinigten Teile beeinander bleiben, also auf die gleiche Tochterzelle gelangen. Während dieses Vorganges verändern die Vierergruppen ihre Form sehr beträchtlich. Allem Anschein nach setzen die Spindelfasern, durch deren Zug die Trennung erfolgt, lediglich an den zentralen, vereinigten Enden der Chromosomen an und ziehen diese zunächst auseinander. Als Folge dieses Vorganges wird der Längsspalt in den Vierergruppen verkürzt, der Querspalt aber verlängert und es entstehen so kreuz- und rautenförmige Bilder, die besonders schön in der Seitenansicht der Spindel zu beobachten sind (Abb. 81 Mitte). Bei bestimmter Seitenansicht (Abb. 79 rechts und links), d. h. wenn die Spalten nicht in der Schnittebene liegen, bieten die Vierergruppen jetzt T-förmige Bilder, der Querstrich des T wird dabei durch die auseinandergezogenen konjugierten Enden der Chromosomen gebildet. Auf Schnitten, welche die Spindel in der Polansicht zeigen, kommt die Form der Tetraden jetzt nur mehr an ganz günstigen Stellen richtig zur Geltung, es macht sich dabei der Umstand unangenehm bemerkbar, daß niemals alle Vierergruppen in einer Ebene liegen,

sondern stets ganz verschieden von den Polen der Zelle entfernt sind. Das Schnittbild ist daher ein ganz anderes, je nachdem in welcher Höhe es die Tetrade trifft.

Textabbildung 4 gibt eine Vierergruppe in diesem Zustand in stark vergrößertem Maße schematisch wieder. Bei einem Schnitt durch diese in der Richtung a—b kommt die Winkelknickung zur Geltung, die Tetrade erscheint, wie es Abbildung 5 wiedergibt, in zwei getrennten Stücken. Ein Schnitt in der Richtung c—d wird ein Bild liefern, wie es Abbildung 6 wiedergibt, auf dem deutlich zum Ausdruck kommt, daß der Querschnitt jeder Chromosomenhälfte längsoval, fast rechteckig ist. Von der Knickung ist in diesem Tetradenteil nichts mehr zu bemerken. Es kann aber auch der Fall eintreten, der durch die Linie e—f angedeutet ist, daß nämlich die Tetrade schief in der Schnittebene liegt, dann zeigt sie ein Bild, wie es Abbildung 7 darstellt, es erscheinen drei getrennt voneinanderliegende Chromatinbrocken. Die eben geschilderten Verhältnisse erklären es, daß ein Schnitt senkrecht zur Symmetrieachse der Spindel der ersten Reifungsteilung nur unübersichtliche Bilder liefert (Abb. 73—77). Die Tetraden zeigen die verschiedensten Lagen, meist finden sich nur vereinzelte Chromatinklumpen in mehr oder weniger großer Anzahl, deren Zusammengehörigkeit sich nicht mehr feststellen läßt, da bei der dichten Lagerung der Vierergruppen das Rekonstruktionsverfahren versagt. Schrägschnitte durch die Spindel zeigen zwar die Form einzelner Tetraden recht deutlich (Abb. 78), geben jedoch keinen sicheren Aufschluß über ihre Zahl. Dagegen gelingt es sehr leicht bei genau in der Richtung der Symmetrieachse geschnittenen Zellen durch Rekonstruktion die Zahl der Chromatinelemente, die nach wie vor 9 beträgt, festzustellen. In ganz vereinzelten Fällen findet man aber auch jetzt noch 10 Chromatingruppen, stets liegt dann ein besonders kleines



Textabb. 4.

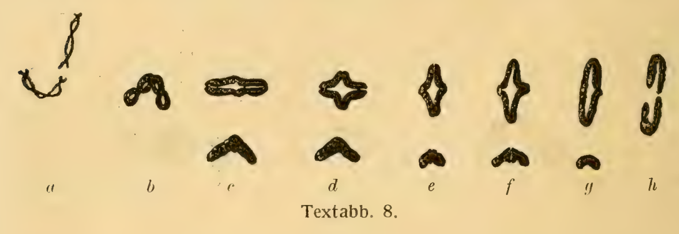

Textabb. 5.


Textabb. 6.


Textabb. 7.

Gebilde noch außerhalb der Spindel (Abb. 78, 79). Ob es sich dabei um abnorme Zustände oder um eine sehr stark verspätete Konjugation einzelner Chromosomen handelt, vermag ich nicht zu entscheiden.

Während des weiteren Ablaufes der Mitose gewinnen die Kernbilder wieder an Uebersichtlichkeit (Abb. 80 ff.). Die Spalthälften der Tetraden rücken weiter auseinander, dauernd erfolgt dabei aber der Zug der Spindelfasern nur an den beiden konjugierten Enden der Chromosomen und nur diese nähern sich zunächst den Polen und ziehen selbstverständlich die übrigen Teile nach sich. Dadurch verändern die Vierergruppen ihre Gestalt fortdauernd. Der ursprüngliche Längsspalt wird kürzer und kürzer und in gleichem Maße verlängert sich der Querspalt. Schließlich liegen die anfangs endweise vereinigten Spalthälften je zweier Chromosomen voll-



Textabb. 8.

kommen parallel und berühren sich nur an einem freien Ende. Dadurch kommt es zur Ausbildung von ring- oder besser gesagt ösenförmigen Figuren (Abb. 82, 83). Sehr deutlich tritt dabei die Tatsache in Erscheinung, daß die beiden konjugierten Chromosomenpaare ungleich lang sind, denn bei dem endgültigen Auseinanderrücken bleibt die eine Seite der Oese meist länger zusammenhängen als die andere (Abb. 82).

Der ganze etwas verwickelte Vorgang läßt sich am besten an Hand von schematischen Zeichnungen erörtern, wie sie Textabbildung 8 wiedergibt. a zeigt zwei etwa gleich große längsgespaltene Chromosomen vor der endweisen Aneinanderlagerung, die beiden Spalthälften sind jeweils mehrfach umeinander geschlungen. b läßt die winkelige Stellung nach vollzogener Vereinigung erkennen, gleichzeitig die hochgradige Konzentration des Chromatins. c zeigt den Zustand beim Eintritt in die Aequatorialplatte und zwar die obere Skizze, wie auch in den folgenden Bildern, jeweils in der Seiten-

ansicht der Spindel, die untere in der Polansicht. In der ersteren ist die Parallelstellung der Spalthälften und der deutliche Längsspalt, im Gegensatz zu dem kleinen kaum angedeuteten Querspalt zu erkennen, in der letzteren lediglich die winkelige Knickung, welche den Ort des Querspaltes angibt. d zeigt den Beginn des Auseinanderrückens, die Bildung einer rautenförmigen Figur, in Polansicht ist das Bild ähnlich wie bei c. e und f geben den weiteren Verlauf des Vorganges wieder, die Verlagerung der vier Einzelteile der Tetrade, welche eine weitere Verlängerung des Quer- und Verkürzung des Längsspaltes bis zu dessen völligem Verschwinden zur Folge hat. g zeigt eine ösenförmige Figur, welche die verschiedene Länge der konjugierten Chromosomen zur Anschauung bringt, die rechts gelegenen längeren Spalthälften liegen noch auf eine größere Strecke hin parallel, während die links gelegenen kürzeren sich nur noch mit den Enden berühren. h zeigt die vollzogene Trennung.

Die beiden auf die Tochterzellen auseinanderrückenden Längshälften der Tetraden stellen nunmehr stets U-förmige Gebilde dar, welche aus 2 nunmehr parallel gelagerten Spalthälften der beiden endweise vereinigten Chromosomen bestehen. Dabei vollzieht sich die Teilung an allen Vierergruppen einer Zelle niemals vollkommen synchron, sondern die größeren benötigen für diesen Vorgang längere Zeit als die kleineren. Dementsprechend sieht man in den Metaphasen der ersten Reifungsteilung stets Bilder, wie sie Abbildung 83 und 84 wiedergeben, in denen nur noch vereinzelte Tetraden zusammenhängen und ösenförmige Figuren bilden, während im übrigen die Verteilung der Chromosomen schon vollzogen ist.

Im Verlaufe der ersten Reifungsteilung wickeln sich also zwei Vorgänge gleichzeitig nebeneinander ab, nämlich

1. die Trennung der durch Längsspalt geschiedenen Längshälften jeder Vierergruppe und ihre Verteilung auf die Tochterzellen und

2. die Parallellagerung der beiden vorher endweise vereinigten Teile jeder Längshälfte.

Dabei sind die beiden Teile der Vierergruppe, welche auf die beiden Tochterzellen gelangen, vollkommen gleichwertig und gleichgroß, sie sind ja durch Halbierung zweier Chromosomen entstanden. Dagegen sind die beiden Querhälften, die früher nur endweise ver-

einigt, sich während der Diakinese nebeneinander legen, in Bezug auf ihre Länge verschieden.

An jedem Pol der Spermatocyte befinden sich jetzt also 9 hufeisenförmige Chromatingebilde, deren jedes aus zwei stäbchenförmigen Einzelelementen besteht, die mit einem Ende aneinandergelagert sind. Diese Vereinigungsstelle ist gegen das Centriol zu gerichtet, während die freien Enden gegen die Peripherie sehen. Häufig ist an den Chromosomen jetzt die Andeutung eines sekundären Längsspaltes zu erkennen. Die endweise Vereinigung bleibt jedoch nicht lange bestehen, bald ist zwischen den beiden Teilen der Querspalt, der bei Flemmingfixierung niemals vollkommen verschwindet, wieder deutlich zu erkennen und es befinden sich dann im Tochterstern 18 Einzelchromosomen, die alle in der Art von Radspeichen angeordnet sind. Ihre Zählung gelingt jetzt meist unschwer, da sie jedoch ziemlich dicht beieinander liegen, so ist es nicht möglich auf einem Bilde alle klar zur Darstellung zu bringen, denn einige verdecken sich immer gegenseitig (Abb. 85).

Bald jedoch rücken die Chromosomen in den Tochtersternen dicht aneinander, so daß die Uebersichtlichkeit des Bildes verloren geht, das gegenseitige Lageverhältnis bleibt jedoch erhalten (Abb. 86). Es erscheinen dann sternförmige Bilder, wie sie Abbildung 87 darstellt. Dieses Zusammenrücken erhält sich längere Zeit, während dessen erfolgt die Abschnürung der beiden Tochterzellen voneinander. Dabei kommt es zur Ausbildung eines sehr deutlichen Zwischenkörperchens, die Chromatinklumpen, die vorher ganz dicht an der Oberfläche gelegen sind, rücken nun wieder mehr zentralwärts und kommen so in die Mitte der Tochterzellen zu liegen (Abb. 87). Nunmehr rücken die Chromosomen wieder auseinander, gleichzeitig erfolgt eine Auflockerung des Chromatins, so daß die einzelnen Chromosomen länger und dünner erscheinen. Ihre Oberfläche ist rauh und zeigt vereinzelte zackige und höckerige Vorsprünge, zwischen ihnen spannen sich feine Lininbrücken aus, sonst ist die Lagerung im großen und ganzen noch dieselbe wie vor der Verklumpung (Abb. 88, 89). Das Zentriol verändert nunmehr seine Lage, oft tritt schon jetzt seine Spaltung ein. Der Zwischenkörper ist sehr deutlich darstellbar und zeigt in Zellen, die mittels der Eisenhämatoxylinmethode gefärbt sind öfters lanzettähnliche Form, indem vom eigentlichen Zwischenkörper feine, lange Spitzen in die

beiden Tochterzellen ragen. Es sind dies offenbar die Reste der Spindelfasern, welche mit Farbniederschlägen bedeckt sind.

Die Praespermatiden.

Während die Auflockerung des Chromatins fortschreitet, verlagern sich die Chromosomen unter dem Zug der Lininfasern etwas gegeneinander, die kürzeren von ihnen kommen mehr in die Mitte des Kernes zu liegen, die längeren aber an die Randpartien, sie zeigen jetzt häufig hufeisenförmige Gestalt, haben also eine Krümmung erfahren. In diesem Falle liegen meistens die freien Enden gegen die Kernoberfläche zu, die Krümmung aber gegen die Kernmitte. Nur in seltenen Fällen kann man das umgekehrte Lageverhältnis beobachten (Abb. 90). Bei geeigneter Schnittrichtung, welche die Kerne in der Polansicht darstellt, gelingt es auch jetzt noch häufig die einzelnen Chromosomen zu isolieren und ihre Zahl nachzuprüfen. Abbildung 91 zeigt einen derartigen besonders günstig gelagerten Kern, an welchem deutlich die 18 durch Lininbrücken verbundenen Chromosomen zu erkennen sind. Sie erscheinen hier sehr kurz und dick, da sie alle fast senkrecht zur Schnittebene liegen und deshalb in starker Verkürzung wiedergegeben sind. Bei einem Vergleich mit der Seitenansicht des Kernes in diesem Zustand (Abb. 89) wird dieses Verhalten sofort klar.

Während sich die vollständige Abschnürung der beiden Tochterzellen vollendet, wird die Kernmembran gebildet. Das Protoplasma zeigt nach wie vor den gleichen netzigen Bau, das Centriol hat sich nunmehr stets in jeder Tochterzelle geteilt, eine Sphäre ist meist nicht darstellbar, nur in ganz seltenen Fällen findet man Bilder wie sie Abbildung 92 wiedergibt, eine umschriebene, gegen das übrige Protoplasma nicht ganz scharf abgesetzte Zone, die aus feinen Körnchen besteht und sich dem Kern halbmondförmig anlegt. Die Chromosomen strecken sich noch mehr in die Länge und erfahren eine weitere Auflockerung.

Später erfolgt dann eine Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden, durch diesen Vorgang entziehen sich die einzelnen Chromosomen nach und nach der Beobachtung (Abb. 92, 93). Anfangs sind sie noch als größere, unregelmäßige Klumpen zu erkennen, dann aber verteilt sich auch das Chromatin dieser Gebilde noch in feinen Klumpen auf die Fäden und es kommt zur Ausbildung rich-

tiger Ruhekerne (Abb. 94). Diese zeigen deutliche Membran, im Inneren klaren Kernsaft und sehr deutliches Liningerüst, dem das Chromatin in einzelnen groben Brocken angelagert ist. Größere Chromatinanhäufungen, Nukleolen oder sonstige besondere Kerneinschlüsse finden sich niemals. Meistens sind jedoch auch in diesen Ruhekernen die Lagestellen der einzelnen Chromosomen angedeutet, da die Chromatinklumpen meist in umschriebenen Gruppen beieinander liegen (Abb. 94). Nur äußerst selten kann man Kerne beobachten, die fast ganz gleichmäßigen Bau zeigen, in denen also jeder Nachweis der früheren Einzelchromosomen so gut wie unmöglich ist (Abb. 95). Doch auch hier deutet immer die noch etwas dichtere Lagerung der Chromatinklumpen an einzelnen Stellen an, daß es sich nicht um ein ganz gleichmäßig gebautes Gebilde handelt, sondern nur um eine bestimmte Vereinigung der Chromosomen.

Die ganzen Präspermatiden zeigen in diesem Zustand die mannigfaltigsten Formen, auf welche auch hier der von den Nachbarorganen ausgeübte Druck den hauptsächlichsten Einfluß besitzt. Häufig sind sie kugelrund, häufig aber auch länglich oder kegelfömig, wie die Spermatocyten nach der Wachstumsperiode. Der Kern ist stets kugelrund. Die Sphäre ist von den oben erwähnten wenigen Ausnahmen abgesehen nicht darstellbar, die beiden Centriolen scheinen unmittelbar im Protoplasma zu liegen, ihre Umgebung unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen Abschnitten des Zelleibes. Die beiden Centriolen zeigen fast durchwegs kreisrunde, punktförmige Gestalt und keinerlei Besonderheiten in bezug auf ihr gegenseitiges Lageverhältnis. Falls der den Kern umgebende Plasmasaum allenthalben gleich breit ist, so liegen die Centriolen wechselnd, bald näher dem Kern, bald näher der Zelloberfläche, falls jedoch das Plasma an einer Stelle etwas ausgezogen erscheint, dann finden sie sich stets in diesem Bezirk.

Der Durchmesser des Kernes der Präspermatiden beträgt 18 bis 20 μ, der der ganzen Zelle 22—25 μ, gegebenenfalls an einzelnen Stellen etwas mehr, je nach der Form des betreffenden Gebildes. Ganz abgesehen vom Bau des Kernes schließt, wie ich gleich hier bemerken möchte, schon einzig und allein die topographische Lage dieser Zellen im Hoden zwischen den beiden Reifungsteilungen eine Verwechslung mit irgendwelchen Formen der Spermatocyten vollkommen aus, von den Spermatiden unterscheidet sie neben anderen Merkmalen die im Vergleich mit diesen recht beträchtliche Größe.

Die zweite Reifungsteilung.

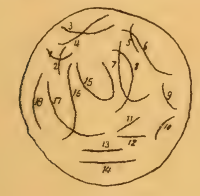
Der Ruhezustand der Präspermatiden, falls von einer wirklichen Ruhe überhaupt gesprochen werden kann, dauert nur äußerst kurz, unmittelbar nach der Verteilung auf die Lininfäden sammelt sich das Chromatin wieder in den bestimmten Bezirken an, und auf dem umgekehrten Wege wie sie ehedem der Beobachtung entschwunden sind, erscheinen die Chromosomen jetzt wieder, zunächst als grobe Klumpen mit höckeriger Oberfläche, die sich dann bald zu langen Fäden umgestalten. (Abb. 96, 97). Die Lininbrücken sind deutlich zu erkennen, die Kernmembran bleibt in der gleichen Weise erhalten. Nach ganz kurzer Zeit, wie die geringe Zahl der Zellen vom beschriebenen Bau beweist, zeigen die Präspermatiden dann wieder das nämliche Bild, wie unmittelbar nach Beendigung der ersten Reifungsteilung, nämlich großen, blasigen Kern, in dem die Chromosomen entweder als lange, U-förmig gebogene Gebilde an der Peripherie oder als kurze Stäbchen in der Mitte liegen. Untereinander sind sie von sehr verschiedener Größe, ihre Zahl läßt sich wegen der dichten Lagerung noch nicht mit Sicherheit ermitteln, sie beträgt jedoch wie nach dem Verschwinden der Kernmembran deutlich zu erkennen ist 18, ist also wieder gleich der Normalzahl der Chromosomen. In bezug auf die Zahl hat also während der Kernrekonstruktion der Präspermatiden keine Veränderung stattgefunden. Auch in bezug auf die Lage bieten die Chromosomen jetzt das nämliche Bild wie vorher, an der Kernoberfläche finden sich meist winkelig gebogene Schleifen, mit der Konvexität nach innen, den freien Enden nach außen gerichtet (besonders Abb. 99). Sie entstehen unmittelbar aus dem Gerüst des Kernes, ohne Ausbildung eines Monospirems. Direkt beweisen läßt sich jedoch bei der großen Anzahl von Einzelelementen und dem dadurch bedingten Bau des Kernes die Kontinuität der Chromosomen nicht, obwohl an ihrem Bestehen, wie schon die gleiche Zahl, gleiche Größe und ebenso die gleiche Lage und die Art des Verschwindens und Wiedererscheinens beweist, nicht der geringste Zweifel bestehen kann. Während der Kernrekonstruktion hat eben nur eine Auflockerung derjenigen Substanz stattgefunden, die wir als Chromatin darstellen und bezeichnen, ähnlich wie wir sie in den Endstadien des polargerichteten Knäuels beobachten können und noch schöner in den mit reichlichem Nahrungsdotter beladenen Eiern vieler Tiere, wo

auch im Stadium der höchsten Ausbildung der Lampenzylinderputzerformen oft eine genaue Abgrenzung der Chromosomen gegeneinander lange Zeit hindurch nicht gut möglich ist und die Individualität dieser Gebilde erst wieder nach dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer deutlich zutage tritt.

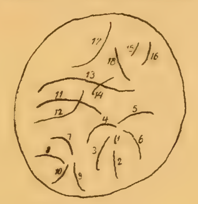
Unmittelbar nach der vollendeten Konzentration des Chromatins auf die Einzelchromosomen zerfällt die Kernmembran, die Lininbrücken verschwinden und die Chromosomen verteilen sich im ganzen Leib der Präspermatide. In diesem Zustand gelingt die Feststellung ihrer Zahl sehr leicht, am besten wieder aus den schon oft erörterten Gründen nach Flemmingfixierung (Abb. 100, 101). Sie beträgt wie schon erwähnt 18. Die beträchtlichen Unterschiede in der Länge und Form treten auch hier wieder deutlich zutage, es lassen sich jedoch auch noch einige Besonderheiten in Hinsicht auf die gegenseitige Lagerung feststellen, die nun zunächst besprochen werden sollen. An allen Zellen in diesem Entwicklungszustand kann man nämlich deutlich erkennen, daß die Chromosomen paarweise angeordnet sind, das heißt, daß ebenso wie in den Telophasen der ersten Reifungsteilung je zwei von ihnen durch ihre Lage deutlich ihre Zusammengehörigkeit und für den, der die vorhergehende Entwicklung kennt auch ihre Entstehung aus einer Tetrade dartuen.

Meist liegen die beiden Chromosomen mehr oder weniger parallel zueinander, der gegenseitige Abstand ist verschieden, zum Teil sicherlich auch durch die Fixierung und die durch sie bedingte Schrumpfung beeinflußt, er beträgt ½—2 Chromosomenbreiten. Häufig kommen dabei als Folge der leichten Krümmung der beiden Teilhälften Ueberkreuzungen vor, wodurch x-förmige Figuren entstehen. Diese unterscheiden sich jedoch grundlegend von den ähnlichen Gebilden vor der ersten Reifungsteilung dadurch, daß dort die beiden aus einem Chromosoma entstehenden Teilhälften sich an den Kreuzungsstellen berühren und stets gleich lang sind, hier aber liegen die meist ungleichgroßen Einzelchromosomen, die ja nicht durch Längsspaltung eines Gebildes, sondern durch Lageveränderung zweier ehemals nur endweise vereinigter Stücke entstanden sind, stets vollkommen isoliert, eine Berührung kommt niemals vor. Die zum Teil recht erheblichen Unterschiede in der Länge der beiden zueinandergehörigen Chromosomen treten bei dieser Lagerung sehr deutlich zutage.

In Ausnahmefällen, d. h. meistens dann, wenn das eine der beiden Chromosomen oder alle beide sehr kurz sind, kann aber auch jetzt noch eine Lagerung hintereinander beobachtet werden, also in der gleichen Anordnung wie in der Vierergruppe selbst unmittelbar nach ihrer Entstehung. Offenbar handelt es sich hierbei um rein mechanische Verhältnisse, bei denen die Größe und Form der Gebilde die hauptsächlichste Rolle spielt. Abbildung 100 und 101 zeigen derartige mit Flemming fixierte Zellen, die aus je zwei Schnitten rekonstruiert sind. Textabbildung 9 gibt rein schematisch die Lagerung von Abbildung 100 wieder, die Chromosomen sind fortlaufende nummeriert und je zwei aufeinanderfolgende Zahlen bezeichnen die beiden Einzelindividuen eines Paares. Von den 9 Paaren liegen die beiden zusammengehörigen Chromosomen stets



Textabb. 9.
Schema zu Abb. Nr. 100 Tafel XII.



Textabb. 10.
Schema zu Abb. 101 Tafel XII.

nebeneinander, nur Nr. 9 und 10 schräg hintereinander. In der Skizze erscheint es merkwürdig, daß Chromosoma Nr. 17 zu Nr. 18 und nicht zu Nr. 16 gerechnet wird, dies hat jedoch seinen Grund darin, daß Nr. 17 in weitem Bogen in die Tiefe verläuft und obwohl es sich im Schnittbild mit Nr. 16 kreuzt doch viel weiter von diesem entfernt liegt als von Nr. 18. Dagegen erscheint im Schnitt selbst die Zusammengehörigkeit von Nr. 15 und 16 unzweifelhaft.

Der in Abbildung 101 wiedergegebene Kern liegt in den obersten Schichten des Hodens, die Folgen der Flemmingfixierung sind an ihm besonders deutlich zu erkennen. Dementsprechend sind die Chromosomen stark geschrumpft, was in diesem Fall wieder die Uebersichtlichkeit des Bildes sehr erhöht. Textabbildung Nr. 10 gibt das Schema wieder, die Chromosomen sind in der gleichen Weise wie bei Textabbildung 9 fortlaufend nummeriert. Auch hier liegen die beiden Einzelindividuen jeden Paares nebeneinander und nur

Nr. 1 und 2 hintereinander, dabei ist Nr. 1 ein auffallend kleines Gebilde [1]).

In Kernen die mit anderen Flüssigkeiten konserviert wurden, ist die Uebersichtlichkeit unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran noch keine so große. Abbildung 102 zeigt eine mit Sublimateisessig fixierte Zelle, bei der von der Kernmembran selbst keine Spur mehr zu erkennen ist, dagegen sind die Lininbrücken noch vorhanden. Deutlich macht sich ein Unterschied im Bau der ursprünglichen Kernregion gegenüber der Plasmazone geltend, obwohl gewisse Zerfallserscheinungen an den Lininbrücken nicht zu verkennen sind. Auch hier merkt man ganz augenfällig die paarweise Anordnung der Chromosomen, ein besonders klares Bild findet sich in der Mitte des Kernes, wo sich die beiden Einzelgebilde fast zu berühren scheinen. Die Chromosomen sind im großen und ganzen gerade gestreckt, nur drei zeigen deutlich hufeisenförmige Gestalt.

Die zweite Reifungsteilung unterscheidet sich also von vornherein grundlegend von der ersten und auch von allen Spermatogonienteilungen und somatischen Mitosen dadurch, daß die Chromosomen ohne Zwischenschaltung eines kontinuierlichen Fadens isoliert im Kerne entstehen und zwar, soweit sich dies bei der großen Anzahl der vorhandenen Einzelelemente mit Sicherheit beurteilen läßt, in der nämlichen Lage und Anordnung die sie ehemals einnahmen. Es findet ja auch bei den Präspermatiden keine Ruhekernbildung in dem Sinn statt wie sonst zwischen zwei Teilungen, daß jegliche Spur der Chromosomen verwischt ist, diese bleiben vielmehr fast stets noch mehr oder weniger deutlich nachweisbar. Dementsprechend vollzieht sich auch ihr Wiedererscheinen äußerst rasch. Zweifellos sind die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung in jeder Beziehung die nämlichen Gebilde wie in den Telophasen der ersten Teilung und wir dürfen wohl auch annehmen, daß die nämlichen Chromosomenhälften, welche sich durch die Konjugation in den Tetraden vereinigt hatten, jetzt noch paarweise beieinander liegen.

---

[1]) Die ungleiche Größe und Lagerung der Chromosomen in Abbildung 100 und 101 (Textabbildung 9 und 10) ist durch die verschiedene Schnittrichtung bedingt, welche die beiden Zellen in ganz verschiedener Ansicht darstellt.

Nach dem Verschwinden der Kernmembran bleibt die Verteilung der Chromosomen in der ganzen Zelle nicht lange bestehen, sie rücken vielmehr bald wieder auf einen kleinen Raum in der Mitte der Präspermatide zusammen, geleitet vom Zug der Spindelfasern. Vorher schon erfolgte das Auseinanderrücken der beiden Centriolen auf die beiden Pole. Während dieses Vorganges erfährt das Chromatin abermals eine Konzentration, die Chromosomen verkürzen und verdicken sich wieder in der oft beschriebenen Weise, es tritt an ihnen jedoch kein Längsspalt auf, niemals, mittels keiner Konservierungs- oder Färbemethode ist ein solcher jetzt noch festzustellen. Wie auch die weiteren Vorgänge deutlich zeigen, unterbleibt in der zweiten Teilung die Längsspaltung der Chromosomen.

Die Kernbilder sind nunmehr so übersichtlich geworden, daß Feststellungen der Zahl und der Lage häufig sogar in einem einzigen günstig gelegenen Schnitt gelingen, besonders dann wenn die Schnittrichtung senkrecht zur Symmetrieachse der Spindel liegt. Sehr schön kommt jetzt stets die paarige Anordnung zur Geltung. Abbildung 103 zeigt eine Präspermatide in diesem Stadium, das Schema ist in Textabbildung 11 wiedergegeben, in ihm sind wieder die Chromosomen in der oben beschriebenen Weise fortlaufend numeriert. Auch hier liegen die Einzelindividuen jedes Paares parallel nebeneinander nur Nr. 11 und 12 hintereinander, die beiden Gebilde Nr. 7 und 8 zeigen auch eine gewisse Besonderheit in ihrer Anordnung, ihre Zusammengehörigkeit, die im Schema nicht so deutlich zum Ausdruck kommt ist im Schnitt zweifellos zu erkennen, sie ergibt sich auch aus der Zusammengehörigkeit der übrigen Chromosomen die alle zu Paaren vereinigt sind, so daß nur die beiden erwähnten übrig bleiben.



Textabb. 11.
Schema zu Abb. 103 Tafel XII.

Noch klarer liegen die Verhältnisse in der in Abbildung 104 wiedergegebenen Aequatorialplatte, die einem 15 μ dicken Schnitt entstammt in dem alle Chromosomen lagen. Das Schema gibt Textabbildung 12 wieder. Die Einzelgebilde der neun Paare liegen durchweg parallel, nur Nr. 13 und 14 hintereinander. Wie in der

vorigen Zelle (Abb. 102), so finden sich auch hier drei hufeisenförmige Chromosomen (7, 10, 15), welche die typische Einstellung in der Aequatorialplatte zeigen. Ihre „Schwesterchromosomen" sind durchwegs viel kürzer und liegen jeweils an der Konvexität gegen das Innere des Kernes zu. Wie in diesen beiden Zellen, so finden sich überhaupt in jeder Präspermatide vor der zweiten Reifungsteilung drei hufeisenförmige Chromosomen.

Nicht ganz so übersichtlich, weil sich die Chromosomen besonders in der rechten Seite der Abbildung zum Teil gegenseitig überdecken, liegen die Verhältnisse in der Zelle, die in Abbildung 105 wiedergegeben ist. Textabbildung 13 stellt das Schema dar und zeigt eine der möglichen Kombinationen. Vollkommen klar ist hier die Zusammengehörigkeit nur bei einigen Paaren. Infolge der dichten



Textabb. 12.
Schema zu Abb. 104 Tafel XII.



Textabb. 13.
Schema zu Abb. 105 Tafel XII.

Lagerung sind bei allen übrigen auch andere Kombinationen möglich, sie alle aufzuzählen halte ich für überflüssig, da es ja an Hand der Skizze leicht ist sie sich auszudenken.

Noch unübersichtlicher werden die Bilder in der Folgezeit, wo die Chromosomen in der Aequatorialplatte mehr und mehr gegen die Mitte der Zellen zusammenrücken. Sie liegen nun häufig so eng, daß es nicht mehr gelingt die Einzelgebilde zu isolieren, meistens befinden sich 2, häufig aber 4 und noch mehr in einem Klumpen vereinigt. Wendet man, um klarere Verhältnisse zu schaffen, jetzt aber dünnere Schnitte an, so findet man in ihnen häufig 20, ja noch mehr einzelne Chromatinstücke, als Folge davon, daß ein hufeisenförmiges Chromosom zweigeteilt ist und die Verbindungsbrücke in einem anderen Schnitte liegt. Das Rekonstruktionsverfahren klärt über diese Täuschung sofort auf. An übersichtlichen Stellen

läßt sich auch jetzt noch die typische Parallellagerung nachweisen. Jedoch ist der trennende Spalt später in der Polansicht niemals mehr zu erkennen, dagegen umso deutlicher bei schief und besonders senkrecht in der Symmetrieachse getroffenen Spindeln (Abb. 108, 109).

Das Einrücken der Chromosomenpaare in den Aequator der zweiten Reifungsteilung erfolgt stets in der Art, daß der ein Chromosomenpaar trennende Spalt sich in der Aequatorebene einstellt. Bei Parallellagerung liegen demnach die Chromosomen parallel zur Aequatorebene, in den seltenen Fällen der Hintereinanderlagerung aber senkrecht zu ihr. Die letztere Erscheinung findet man in jeder Zelle höchstens einmal (Abb. 110 Mitte). Der Gesamtdurchmesser der Präspermatiden beträgt jetzt etwa 23—25 μ, bei ihnen hat also während der Prophase der Teilung, wenn überhaupt, so eine im Verhältnis zur ersten Reifungsteilung nur ganz geringe Größenzunahme stattgefunden, die Verschiedenheiten gegenüber den Ruhepräspermatiden liegen im Bereich der individuellen Schwankungen.

Bei der Teilung selbst werden dann die beiden Einzelindividuen jedes Chromosomenpaares voneinander getrennt, auf jede Tochterzelle gelangen demnach nur 9 Chromosomen, also die Hälfte der Normalzahl. Beim Auseinanderrücken wird jedes Chromosoma so gestellt, daß seine Längsachse, die ursprünglich ja senkrecht zum Verlaufe der Spindelfasern stand, diesen parallel gelagert wird, es erfolgt also eine Drehung um 90 Grad. Diese unterbleibt selbstverständlich bei denjenigen Chromosomen, welche ursprünglich hintereinander lagen, also schon in der entsprechenden Richtung eingestellt waren. Auch die hufeisenförmigen Gebilde erfahren eine geringe Drehung, so daß die Konvexität der Krümmung gegen den Pol zu sieht (Abb. 111, 112, 114). Zählungen stoßen jetzt auf keinerlei Schwierigkeiten mehr, man muß sich nur hüten gekrümmte, angeschnittene Chromosomen für Einzelgebilde zu halten. Meist rücken alle Chromosomen ziemlich gleichmäßig auf jeden Tochterkern und nur selten, wenn eine Zelle durch den Druck der Nachbarorgane stark deformiert und infolgedessen sehr lang gestreckt ist, tritt ein Fall ein, wie ihn Abbildung 112 darstellt, daß die Chromosomen über alle Abschnitte der Spindel verteilt sind. Die Centriolen entfernen sich während dieser Vorgänge noch beträchtlich weiter voneinander, soweit, daß sie häufig unmittelbar unter die Oberfläche der Tochterzellen zu liegen kommen. Dementsprechend liegen auch die Chromosomen schließlich stark exzentrisch, zuerst locker in der

gewöhnlichen Anordnung in radiärer Stellung, die wieder besonders schön in der Polansicht zu erkennen ist (Abb. 113, 114). Bald aber legen sie sich eng aneinander (Abb. 115).

Bei der Abschnürung der Tochterzellen kommt es zunächst zur Ausbildung von drei oder vier kleinen, sehr deutlichen Zwischenkörpern, die später zu einem einzigen verschmelzen. Die Aneinanderlagerung der Chromosomen wird inniger und inniger, bald findet sich in jeder Spermatide nur ein sternförmiger Chromatinklumpen, an welchen nur die freien in den Kern vorragenden Enden zu erkennen sind und sonst keinerlei Einzelheiten (Abb. 117). Aber auch diese Formen können noch verwischt werden, in den jüngsten Spermatiden sieht man nicht selten den Kern nur durch einen einzigen großen, dicken Chromatinklumpen mit fast ganz glatter Oberfläche dargestellt, an dem sich keinerlei Einzelheiten erkennen lassen (Abb. 118). Es läßt sich aber dabei wieder nicht entscheiden, ob diese starke Zusammenziehung, man ist fast versucht von einer Verschmelzung zu sprechen, vollkommen natürlich ist oder lediglich ein Erzeugnis der Fixierung darstellt, sie findet sich wieder am stärksten an Präparaten, die mit irgendwelchen Essigsäuregemischen konserviert wurden und nicht so stark nach reiner Sublimat- oder Flemmingfixierung. Während der Verklumpung rücken die Chromatinmassen aus ihrer peripheren Lage wieder in die Zellmitte. Wenn der Klumpen sich löst und das Bild wieder übersichtlich wird, dann erscheinen die Chromosomen durch Lininbrücken verbunden, als dünnere, häufig etwas gekrümmte Schleifen mit rauher Oberfläche, die im großen und ganzen noch die nämliche Lagerung wie früher zeigen (Abb. 119). Bald aber verteilt sich das Chromatin auf die Lininfäden und es gelingt dann nicht mehr ein einzelnes Chromosoma abzugrenzen (Abb. 120, 121). Die jungen Spermatiden sind jetzt meist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 18—20 μ, das Protoplasma zeigt feine, netzige Struktur mit Faden von bekanntem körnigen Bau. Das Centriol ist einfach, sehr klein und deshalb nicht leicht darzustellen. Eine Sphäre konnte ich jetzt nie mehr beobachten. Die nunmehr wieder ganz zentral gelegene Chromatinmasse hat einen Durchmesser von 8 μ bis allerhöchstens 10 μ, eine Kernmembran ist an ihr noch nicht zu erkennen. Diese bildet sich erst sehr spät aus, wenn die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden schon ziemlich weit fortgeschritten ist (Abb. 122, 123). Während aber die junge Spermatide als ganzes nicht mehr wächst, sondern zunächst nur mehr ihre

äußere Gestalt verändert, erfährt der Kern zuerst eine gewisse Größenzunahme auf Kosten des Protoplasmaleibes. Er wird größer und größer und erlangt schließlich einen Durchmesser von 13—14 μ, während die Zellgröße die gleiche bleibt, das Gerüst in ihm wird lockerer und feiner, gleichzeitig entstehen im homogenen Kernsaft meist zwei oder drei Nukleolen.

Schließlich besitzt die Spermatide kugelrunde oder leicht längsovale Gestalt, das Protoplasma zeigt den gewöhnlichen Bau in ihm liegt das feine Centriol ohne erkennbare Sphäre. Der große, blasige Kern zeigt deutliche Membran, ganz klaren, homogenen Kernsaft und ist durchsetzt von einem äußerst feinen und zarten Netzwerk, an dessen Faden sich allenthalben feinste Chromatinklümpchen finden, etwas gröbere zumeist an den Kreuzungsstellen. Im Kernsaft, meist unmittelbar unterhalb der Membran liegen die Nucleolen, zwei, höchstens drei kugelrunde Gebilde mit glatter Oberfläche, nur an ihrer der Membran angelagerten Seite etwas abgeplattet. Ihr Durchmesser beträgt 1—2½ μ, meist zeichnet sich einer von ihnen durch seine besondere Größe aus. Sie nehmen Kernfarbstoffe intensiv auf und erscheinen bei Dreifachfärbung nach Flemming violett, wie auch die kleinen Chromatinkörnchen am Netzwerk, bei Safranin-Lichtgrünfärbung aber leuchtend rot. Der Gesamtdurchmesser der Zelle beträgt jetzt 18—20 μ, der des Kernes 12—14 μ.

Damit ist die Spermatocytogenese beendet, es folgt nun die Spermatohistogenese, d. h. die Umwandlung der Spermatide in den reifen Samenfaden, die jedoch hier nicht mehr beschrieben werden soll.

Zusammenfassung.

Im vorhergehenden habe ich die Vorgänge der Entwicklung der Samenzellen von Proteus anguineus so eingehend als möglich beschrieben und meine Angaben durch eine möglichst große Anzahl von Zeichnungen belegt. Ich halte ein solches Verfahren, trotzdem sich dabei Wiederholungen nicht vermeiden lassen, auch wenn es stellenweise etwas langweilig erscheinen mag, auf scheinbar ganz nebensächliche Dinge mit der größten Genauigkeit einzugehen, für unbedingt notwendig. Wenn wir wirklich jemals einen klaren Einblick in die verwickelten Vorgänge der Keimzellenentwicklung be-

kommen sollen, die tatsächlichen Vorgänge in ihrem Geschehen zu beobachten wird uns wohl immer versagt bleiben, so ist dies nur möglich, wenn wir eine möglichst große Anzahl der uns zur Verfügung stehenden Einzelbilder aneinanderreihen, so daß ihre unmittelbare Aufeinanderfolge zweifellos erscheint. Nicht angängig aber ist es, aus der Gonade eines beliebigen Tieres eine kleine Anzahl von „möglichst charakteristischen Stadien" herauszuholen und diese nach eigenem Gutdünken und auf Grund von Analogieschlüssen mit anderen gut bekannten Objekten aneinanderzureihen, die wesentlichen Lücken in der Beobachtung aber durch zügellose Spekulationen zu überbrücken. Wir dürfen wohl annehmen, daß sich die einzelnen Stadien der Entwicklung bei jeder Tier- und Pflanzenart in mehr oder weniger der gleichen Weise wiederholen, die Anfangs- und Endstadien sind uns ja im großen und ganzen bekannt, unklar ist aber bis heute noch meist die Frage: wie entstehen alle vorgefundenen Einzelbilder der Entwicklung und wie folgen sie tatsächlich aufeinander? Gerade dieser letztere Punkt macht bei der Spermatogenese noch größere Schwierigkeiten als bei der Oogenese, wo die zunehmende Ansammlung des Dotters und die durch sie begründete Vergrößerung des Eies wenigstens in der zweiten Hälfte der Entwicklung allzugroße Fehler in der Seriation ausschließt. Anders bei den Samenzellen, wo die Größenunterschiede während der ganzen Entwicklung keine sehr beträchtlichen sind, fast stets im Bereiche der individuellen Schwankungen liegen und deshalb eine weitgehende Vermengung und Vertauschung der einzelnen Bilder zulassen. Gerade aus diesem Grunde aber macht sich die klare, im Bau des Hodens ausgedrückte Seriation beim Olm besonders angenehm geltend.

Kurz zusammengefaßt läßt sich bei ihm die Samenentwicklung folgendermaßen darstellen: Im Hoden des noch nicht geschlechtsreifen Tieres oder des geschlechtsreifen Tieres außerhalb der Fortpflanzungszeit lassen sich in der Hauptsache große Spermatogonien nachweisen. Diese befinden sich niemals in völligem Ruhezustand, sondern wachsen stets, wenn auch sehr langsam, weiter. Haben sie eine gewisse Größe erreicht, dann verfallen sie entweder der Degeneration oder sie teilen sich auf indirektem Wege in zwei Tochterspermatogonien, die ihrerseits wieder den gleichen Entwicklungsgang durchlaufen. Wie oft sich dieser Vorgang wiederholt, läßt sich nicht entscheiden. Zu Beginn der Fortpflanzungsperiode

teilen sich die Spermatogonien mehrmals, aller Wahrscheinlichkeit nach 6 oder 7 mal hintereinander, in der Zwischenzeit während dieser Teilungen wächst anfangs nur der Kern auf seine ursprüngliche Größe heran, während die Plasmamenge fortschreitend vermindert wird. Während der letzten Teilungen nimmt auch der Kern an Größe ab, niemals jedoch im gleichen Verhältnis wie das Plasma. Das Endergebnis dieser Vermehrungsteilungen sind die Spermatocyten, Zellen mit relativ sehr großem Kern. In ihnen zeigt das Chromatin zunächst netzartige Anordnung, es kommt jedoch sehr bald zur Ausbildung eines Monospirems, das in seinem Verlauf keinerlei Regel zeigt (das Leptotän Winiwarters), das ich als dünnen richtungslosen Knäuel bezeichne. Er durchsetzt den ganzen Kern mit zahlreichen unregelmäßigen Windungen, mit seiner vollständigen Ausbildung ist die eigentliche Wachstumsperiode der Spermatocyte beendet. In der Folgezeit konzentriert sich das Chromatin, der ungeordnete Knäuel erfährt eine wesentliche Verkürzung und Verdickung und ordnet sich gleichzeitig polar an, indem alle seine Schleifen gegen diejenige Stelle der Kernmembran zu verlaufen, welche der Sphäre gegenüberliegt. Während dieser Zeit bleibt die Kontinuität des Chromatinfadens erhalten, es erfolgt kein Zerfall in einzelne Chromosomen, ihre Zahl kommt aber in der Anzahl der Schleifenturen zum Ausdruck, die stets gleich der Chromosomennormalzahl ist. Ich bezeichne diesen Zustand als polargerichteten Knäuel. Eine Parallellagerung und Verschmelzung einzelner Abschnitte des Knäuels (Parallelkonjugation) vor, während oder nach der polaren Orientierung tritt nicht ein, ebensowenig kommt es physiologischerweise jemals zu einer Zusammenziehung des Chromatins nach der Mitte oder der einen Seite des Kernes zu.

Die Orientierung beginnt stets in der Polseite des Kernes und breitet sich von da über sein ganzes Inneres aus. Sobald sie vollkommen ist treten neue Veränderungen am Knäuel auf, der während des ganzen Vorganges stets eine Zusammensetzung aus feinen Körnern zeigt. Von diesen gehen nun zarte seitliche Ausläufer in den Kernsaft (angedeutete Bildung der Lampenzylinderputzerformen), die nach kurzer Zeit wieder abschmelzen. Mit ihrem Verschwinden treten feine Lininbrücken zwischen den einzelnen Teilen des Knäuels auf, dessen Orientierung gleichzeitig verloren geht. Dieser dicke, ungeordnete Knäuel spaltet sich nun der Länge nach und zerfällt unmittelbar darauf durch Querteilung in einzelne Ele-

mente, 18 an der Zahl, von denen jedes als Folge der Längsspaltung aus zwei gleich langen, parallel gelagerten Hälften besteht, die sich in der Folgezeit vielfach umeinander winden, sich verkürzen und verdicken. Gleichzeitig legen sich je zwei längsgespaltene Chromosomen endweise aneinander und führen so zur Bildung richtiger Vierergruppen. Diese ordnen sich in der Aequatorebene der ersten Reifungsteilung an, während dieses Vorganges geht die Umschlingung der beiden durch die Längsspaltung entstandenen Teilhälften der Chromosomen, als Folge der fortschreitenden Konzentrationen des Chromatins in eine Parallellagerung über, der Längsspalt kommt in die Aequatorebene zu liegen, es erfolgt eine Trennung der beiden nunmehr parallel gelagerten Teile jeder Tetrade und ihre Verteilung auf die Tochterzellen. Während dieses Vorganges bleiben die endweise vereinigten Teile aneinander geheftet, verändern aber ihr gegenseitiges Lageverhältnis, indem sie an der Vereinigungsstelle geknickt werden und schließlich parallel zueinander liegen.

In den Präspermatiden kommt es zur Ausbildung eines vollkommenen Kernes mit Membran, Gerüst und Undeutlichwerden der Chromosomen. Dieser Zustand bleibt jedoch nicht lange bestehen, denn sofort nach Ausbildung des Kernes erfolgt die Rekonstruktion der Chromosomen und zwar unmittelbar, ohne Zwischenschaltung eines Monospirems. Sie liegen nach Verschwinden der Kernmembran wieder paarweise beieinander, wie dies ihrer Zusammengehörigkeit nach der ersten Reifungsteilung entspricht. Ihre Zahl beträgt nach wie vor 18, ist also gleich der Normalzahl. In der zweiten Teilung erfolgt dann die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Spermatiden, indem die meist ungleich großen Einzelgebilde jeden Paares auf die beiden Tochterzellen auseinanderrücken. Auf diese Weise gelangen in jede Spermatide neun Chromosomen, also die Hälfte der Normalzahl.

Die erste Teilung erfolgt also ungefähr nach der Art einer Spermatogonienteilung, sie ist eine Aequationsteilung, auf jede Präspermatide gelangt die Normalzahl der Chromosomen, die zweite Teilung ist die heterotypische Reduktionsteilung, durch welche die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte der Norm bewirkt wird. Teilen wir also die Samenentwicklung des Olmes, wie das nun einmal so üblich ist in einzelne Stadien ein, dann lassen sich folgende Abschnitte unterscheiden:

I. Große Spermatogonien des Ruhehodens.

II. Kleine Spermatogonien der Vermehrungsperiode.

III. Spermatocyten.

a) Wachstumsperiode.
Netzartige Verteilung des Chromatins.

b) Prophase der ersten Reifungsteilung.
1. dünner richtungsloser Knäuel.
2. polar gerichteter Knäuel.
3. Bildung und Rückbildung der seitlichen Ausläufer.
4. dicker richtungsloser Knäuel.
5. Längsspaltung des Knäuels.
6. Zerfall des Knäuels in einzelne Chromosomen.
7. Pseudoreduktion durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen.

c) Erste Reifungsteilung.

IV. Präspermatiden.

a) Ausbildung des Kernes.
1. Ausbildung der Membran.
2. Verteilung des Chromatins auf das Liningerüst.

b) Prophase der zweiten Reifungsteilung.
1. Konzentration des Chromatins auf die Chromosomen.
2. Verschwinden der Kernmembran und der Lininbrücken.
3. Einordnung der Chromosomen in die Aequatorialplatte.

c) Zweite Reifungsteilung.

V. Spermatiden.

Hierauf folgt die Ausbildung der Spermatozoen.

Was die in dieser Einteilung angewandte Bezeichnung betrifft, so komme ich auf sie in den einzelnen Abschnitten der folgenden Erörterungen zu sprechen. Bekanntlich unterscheidet W a l d e y e r drei Hauptabschnitte der Samenentwicklung, nämlich die Spermatophylogenese, die Spermatocytogenese und die Spermatohistogenese, eine Einteilung, die sich auch für den Olm voll und ganz anwenden läßt. Die hier mitgeteilten Beobachtungen be-

schäftigen sich in der Hauptsache mit dem zweiten Abschnitt, der Spermatocytogenese. Nach Hertwig läßt sich diese wieder in drei Unterabschnitte zerlegen nämlich:

1. Das Vermehrungsstadium oder das Stadium der Spermatogonien.
2. Das Wachstumsstadium oder das Stadium der Spermatocyten bis zur ersten Reifungsteilung und
3. Das Reifestadium oder das Stadium der Präspermatiden bis zur zweiten Reifungsteilung und das Stadium der Spermatiden nach diesen.

Wie ich aber schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1918) auseinandergesetzt habe, läßt sich das zweite Stadium der Hertwigschen Einteilung, so wie dies auch hier geschehen ist, in zwei Unterabteilungen zerlegen. Die Wachstumsperiode der Spermatocyte ist nämlich bis zum Beginn der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels, des Monospirems der somatischen und Spermatogonienteilungen beendet. Bis zu diesem Zeitpunkt vergrößert sich die junge Spermatocyte bei ziemlich gleichbleibenden Kernstrukturen von einem Kerndurchmesser von 14—16 μ und einem Gesamtdurchmesser von 18—20 μ auf einen Kerndurchmesser von 21—23 μ und einem Gesamtdurchmesser von 28—32 μ. Nach dieser Zeit ist das Wachstum nurmehr ein ganz unbedeutendes und erst nach dem Verschwinden der Kernmembran, also in den spätesten Prophasen der ersten Reifungsteilung läßt sich wieder eine stärkere Volumszunahme beobachten. Es ist daher wohl richtiger, die Wachstumsperiode mit dem oben angegebenen Zeitpunkt zu begrenzen, alle weiteren Veränderungen aber, welche sich an den Spermatocyten abspielen der Prophase der ersten Reifungsteilung zuzurechnen, welche mit der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels beginnt, pflegt man ja auch sonst die Ausbildung des Monospirems stets der Prophase einer Teilung zuzurechnen.

Allgemeiner Teil.

Die großen Spermatogonien.

Unter den Spermatogonien haben wir zwei Formen zu unterscheiden, die nicht so sehr durch ihren anatomischen Bau, als durch ihr physiologisches Verhalten voneinander verschieden sind, nämlich die Spermatogonien des Ruhehodens und die Spermato-

gonien zu Beginn der Fortpflanzungszeit. Rein äußerlich besteht der Unterschied zwischen beiden in der Größe, indem die ersteren fast durchwegs größer, die letzteren kleiner sind, weshalb Meves (1897) die einen als große, die andern als kleine Spermatogonien bezeichnet. Dagegen ist nichts einzuwenden, denn besonders der Protoplasmaleib der Spermatogonien des Ruhehodens zeigt meist viel beträchtlichere Ausdehnung, auch ist hier der Kern größer als in der Vermehrungsperiode, besonders wenn wir die Verhältnisse gegen ihr Ende zu im Auge behalten. Ein wesentlicher Unterschied besteht auch in der Kernplasmarelation, diese verschiebt sich bei den kleinen Spermatogonien sehr wesentlich zugunsten des Kernes.

King (1907) unterscheidet primäre und sekundäre Spermatogonien, wogegen gleichfalls keinerlei Bedenken bestehen können. Dagegen ist es unzutreffend wie Régaud (1899) dies tut, Spermatogonies à noyaux pouciéreux und Spermatogonies à noyaux croûtelleux gegenüberzustellen, da ja ein tatsächlicher Unterschied im Bau des Kernes der beiden Formen nicht besteht. Bei der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen während der Vermehrungsperiode kommt es zwar bei den kleinen Spermatogonien nur ganz ausnahmsweise zur Ausbildung wirklicher Ruhekerne mit deutlich netziger Struktur und völliger Verteilung des Chromatins. Dieses läßt vielmehr stets mehr oder weniger deutliche fadenförmige Bildungen erkennen, die Chromosomen der Thelophasen gehen also ziemlich unmittelbar in die Prophasen der nächsten Teilungen über, allein die Unterschiede sind nicht derartig tiefgreifend und vor allem nicht so konstant, daß sie zur Grundlage einer Einteilung genommen werden können. Im allgemeinen war es in der letzten Zeit wohl üblich, die kleinen, sich rasch teilenden Formen kurzwegs Spermatogonien zu nennen, während die großen Formen des Ruhehodens mit den verschiedensten Bezeichnungen belegt wurden, so Stammzellen (Benda 1886—1906), Cellules indifférentes (Schönfeld 1900—1901), Archispermiocyten (Waldeyer 1906) und Archispermatocyten (Levy 1915). Die beiden letzteren Bezeichnungen halte ich für verwirrend, da es sich in diesem Fall ja nicht um Spermatocyten, sondern um Spermatogonien handelt. Besser wäre daher wohl die Bezeichnung Archispermiogonien bzw. Archispermatogonien. Eine gute deutsche Bezeichnung ist die Benennung Ursamenzellen, allerdings hat La Valette St. George diesen Ausdruck auch auf die kleinen Spermatogonien angewendet

und dadurch eine gewisse Unklarheit geschaffen. Meiner Ansicht nach dürfte daher die Bezeichnung Archispermatogonien oder große Spermatogonien die beste sein.

Wie schon erwähnt, besteht ja der Unterschied zwischen beiden Arten in erster Linie in der Größe. Auch bei den Archispermatogonien ist der Kern stets kugelrund, jede Lappung oder sonstige außergewöhnliche Form bedeutet das erste Anzeichen der beginnenden Degeneration. Genauer eingehen will ich hierauf erst bei Besprechung der Rückbildungsvorgänge. Die Teilungen der großen Spermatogonien vollziehen sich in der gewohnten Weise, sie dienen einzig und allein dazu um den durch die Rückbildungsvorgänge erzeugten Ausfall zu ersetzen und so auch den Ruhehoden stets auf der gleichen Größe zu erhalten. Man kann sie deshalb als Ergänzungsteilungen bezeichnen und sie so den Vermehrungsteilungen der kleinen Spermatogonien gegenüberstellen. Die Chromosomen zeigen stets die nämlichen Formen und es fällt nicht schwer die einzelnen von ihnen zu isolieren und besondere Arten zu unterscheiden, so wie dies Meves (1911) bei Salamandra maculosa ausgeführt hat. Auf die beträchtliche Größenzunahme der Zellen während der späten Prophase der Teilungen habe ich schon hingewiesen.

Die kleinen Spermatogonien.

Die Teilungen der kleinen Spermatogonien gehen in der nämlichen Art und Weise vor sich, nur folgen sie sehr rasch nacheinander, so daß zwischen zwei Mitosen kein völliger Ruhekern ausgebildet wird. Aus dieser Tatsache allein geht schon hervor, daß die jedesmalige Vergrößerung der Tochterzellen Hand in Hand mit den Veränderungen am Kern und Plasma gehen muß und sich nicht zeitlich von ihnen getrennt abspielt. Pluripolare Mitosen oder indirekte Teilungen kommen physiologischerweise beim Olm nicht vor. Meine Beobachtungen stimmen hierin mit denen von Mc Gregor, (1899) King (1907) und Levy (1915) überein. Die in einer Cyste vereinigten Spermatogonien bzw. Spermatocyten stammen stets von einer einzigen Archispermatogonie ab und zeigen immer ziemlich genau den nämlichen Entwicklungszustand. Diese monophyletische Entstehung jeder Cyste kommt schon während der Spermatogonienteilungen sehr deutlich zum Ausdruck. Diese

gehen gleichmäßig, gewissermaßen rhythmisch an allen Elementen einer Cyste vor sich, denn stets finden sich alle in einer Cyste vereinigten Zellen im gleichen Zustand der Mitose. Geringe Unterschiede lassen sich zwar beobachten, diese besitzen jedoch keine große Bedeutung. Es kann sein, daß eine Anzahl von Spermatogonien schon Tochtersternbildungen zeigen, während die Mehrzahl der Schwesterzellen sich im Stadium des Muttersternes befinden. Dabei handelt es sich aber nur um ganz geringgradige Differenzen und nur ganz ausnahmsweise kommen größere Unterschiede vor, so gehört die Anwesenheit von ruhenden Spermatogonien in sich teilenden Nestern zu den allergrößten Seltenheiten. Die Zusammengehörigkeit aller Gebilde einer Cyste kommt auch manchmal darin zum Ausdruck, daß sie alle gleichzeitig der Degeneration verfallen. Im Gegensatz zu Gurwitsch (1911) konnte ich aber auch Nester auffinden in denen einzelne Elemente zugrunde gingen, während die Mehrzahl normales Aussehen zeigten, besonders findet sich ein solches Verhalten nach den Reifungsteilungen, wo die Degeneration einzelner Spermatiden fast Regel ist, also deutlich anzeigt, daß trotz der durch die Lage und die gemeinsame Umhüllung deutlich gekennzeichneten Zusammengehörigkeit die Individualität der einzelnen Zellen gewahrt wird.

Am deutlichsten und schönsten ist der Synchronismus der Reifungsvorgänge an allen Elementen einer Cyste in den Abschnitten der Entwicklung zu beobachten, die verhältnismäßig lange Zeit beanspruchen, also besonders während der polaren Orientierung des Knäuels und später während der Spermatohistogenese. Hier befinden sich alle Zellen nicht nur einer Cyste, sondern auch einer ganzen Ampulle im genau gleichen Zustand der Entwicklung. Dagegen werden die Abweichungen um so größer, je rascher sich die Vorgänge abwickeln, also während der Spermatogonienteilungen und besonders während der Reifungsteilungen, die sich allem Anschein nach sehr rasch nacheinander folgen. Hier findet man dementsprechend häufiger Zellen, welche in ihrem Entwicklungszustand von dem für die betreffende Cyste zutreffenden Stadium mehr oder weniger weit abweichen. Im großen und ganzen sind wir aber trotzdem wohl berechtigt anzunehmen, daß die Entwicklung aller Gebilde einer Cyste synchron verläuft und darin einen weiteren Beweis dafür zu erblicken, daß alle in einem Neste vereinigten

Spermatiden aus einer gleichen Zahl von Spermatogonienteilungen hervorgegangen sind.

Zu ganz ähnlichen Anschauungen gelangte Gurwitsch (1911) auf Grund seiner Untersuchungen an Hoden von Salamandra, Triton und Amblystoma. Er betrachtet gleichfalls die streng monophyletische Entstehung jedes Spermatocytennestes als vollkommen sichergestellt. Durch sehr mühsame, während der Mitosen selbst ausgeführte Zählungen ermittelte er, daß während der ersten Reifungsteilungen gewöhnlich ad maximum 120 Zellen in einer Cyste enthalten sind, eine Zahl, welche $128 = 2^7$ äußerst nahe kommt. Er schließt daraus, daß die erste Reifungsteilung „in der Regel in die 7. Generation der spermatogonialen Zellen fällt" und erklärt die gefundenen niedereren Zahlenwerte damit, daß vereinzelte Zellen bei der einen oder anderen Mitose übergangen werden können. Die Möglichkeit des Zugrundegehens einzelner Elemente, die ich zur Erklärung der Zahlenverhältnisse in Betracht gezogen habe, bestreitet Gurwitsch wie schon erwähnt vollkommen.

Abgesehen von den drei gezählten Nestern mit heterotypischer Teilung wurden von Gurwitsch noch 6 Bündel reifender Spermien gezählt, „die stets die Zahl > 480 und $< 512 = 2^9$ ergeben". Von dem Vorhandensein zweier Arten von Spermienbündeln, größerer und kleinerer erwähnt er nichts, es scheint dies also eine Erscheinung zu sein, welche dem Olm allein eigentümlich ist. Im übrigen stimmen die Ergebnisse der Gurwitsch'schen Untersuchungen in der erfreulichsten Weise mit den hier mitgeteilten überein, so daß wir wohl berechtigt sind die Zahl der Spermatogonienvermehrungsteilungen für die Urodelen auf 7, bzw. 6 festzusetzen. Die Normalzahl ist 7, doch kann eine Teilung unterbleiben, ein Fall der scheinbar häufig bei vereinzelten Arten aus unbekannten Gründen auftritt und so zu Schwankungen in den Zahlenverhältnissen führt.

Unterbleibt aber bei allen Gebilden einer Cyste eine Teilung, dann veranlaßt dieser Umstand die Bildung der kleinen Spermatozoenbündel. Da in diesem Falle aber die gefundenen Zahlen auch nicht genau der berechneten Größe von $256 = 2^8$ entspricht, so müssen wir, falls wir nicht unsere Zuflucht zu den Rückbildungsvorgängen nehmen wollen, vermuten, daß einzelne Spermatocyten in diesem Falle aus nur 5 Spermatogonienteilungen hervorgegangen sind.

Was für Umstände die verschiedene Zahl der Teilungen veranlassen und im Einzelfall zur Beendigung der Spermatogonienteilungen führen, können wir nicht wissen, es sind dies Vorgänge, in die uns bisher noch jeglicher Einblick fehlt, und es erscheint wohl verfrüht, jetzt schon irgendwelche Spekulationen an sie anzuknüpfen. Jedenfalls aber führt die verschiedene Zahl von Teilungen nicht zur Bildung morphologisch verschiedener Spermatocyten und Spermien, denn es lassen sich nicht die geringsten Unterschiede zwischen den Elementen der großen und kleinen Cysten auffinden. Wir dürfen jedoch als sicher annehmen, daß auch alle diese Vorgänge durch bestimmte Naturgesetze geregelt werden, denn sonst könnte sich nicht die große Uebereinstimmung, nicht nur bei den verschiedenen Individuen einer Art, sondern auch bei allen Urodelen nachweisen lassen.

Die Spermatocyten.

Das Endergebnis der Spermatogonienteilungen sind schließlich die Spermatocyten, deren Entwicklungsgang ja den Hauptgegenstand dieser Untersuchung bildet. Er unterscheidet sich in der ersten Zeit nur wenig von dem somatischer Zellen, es kommt zur Ausbildung eines chromatischen Netzwerkes, Kern und Zelle wachsen zu einer bestimmten Größe heran, bis die ursprünglich ungünstige Kernplasmarelation wieder ausgeglichen ist. Allerdings zeigt schon dieses Netzwerk der jüngsten Spermatocyten eine Besonderheit, es besteht aller Wahrscheinlichkeit nach aus einem einzigen Faden von perlschnurartigem Bau. Diese Zusammensetzung aus einzelnen kleinen Gebilden, die sich in ihrer äußeren Form in der Folge sehr wesentlich verändern, bald körnchen- bald stäbchenförmig erscheinen, bald deutlich voneinander getrennt liegen, bald wieder sich näher zusammenschließen, behält der Faden bis zu seinem Zerfall in die einzelnen Chromosomen und selbst nach ihm für längere Zeit bei, bis als Folge der stärkeren Konzentration des Chromatins sich die Einzelheiten verwischen. Hand in Hand mit der Veränderung in der Form der einzelnen Fadenkörner geht eine Verkürzung und Verlagerung des Spirems im Kerne, die zu den verschiedensten Bildern führt.

Wie bei den meisten Teilungen entwickelt sich aus dem Netzwerk des Spermatocytenkernes zunächst ein Monospirem, das deutliche Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnern zeigt. In

erster Linie durch die gegenseitige Lageveränderung der Körner verkürzt und verdickt sich dieser Faden dann und ordnet sich zum polar gerichteten Knäuel, dem Bukettstadium der früheren Autoren an. In diesem Zustand ist die Konzentration des Chromatins eine verhältnismäßig sehr starke und schon hier macht sich die Zusammensetzung des Fadens aus einzelnen Chromosomen geltend. Denn obwohl noch kein Zerfall stattfindet, so entspricht doch die Anzahl der Schleifenturen hier stets der Normalzahl der Chromosomen. Nunmehr erfolgt die Abgabe des Trophochromatins in der bekannten Art und Weise durch Bildung seitlicher Ausläufer, die rasch nach ihrem Entstehen abschmelzen. Unmittelbar danach geht die polare Orientierung verloren, sie hatte offenbar den Zweck die einzelnen Substanzen in den Chromosomen in bestimmter Weise zu ordnen. Der dicke richtungslose Knäuel zeigt nunmehr wieder perlschnurartigen Bau, die einzelnen, ihn zusammensetzenden Körner sind jedoch wesentlich größer, als die des dünnen richtungslosen Knäuels. Durch Längsspaltung entstehen sodann zwei Tochterfäden, die dementsprechend auch perlschnurartigen Bau zeigen, nur sind die einzelnen, sie bildenden Körner wesentlich kleiner als im dicken Knäuel, sie entsprechen in ihrer Größe ziemlich genau denen des dünnen richtungslosen Knäuels. Wäre die Seriierung der Stadien bei unserem Objekt nicht so klar vorgezeichnet, so könnte man diesen Doppelfaden wegen des Baues seiner Einzelelemente hinter den dünnen richtungslosen Knäueln einschalten und so auf den Gedanken einer Parallelkonjugation kommen. Bei der klaren, übersichtlichen Anordnung der Bilder, welche die Entstehung der Spaltung deutlich genug beweist, ist eine solche Annahme jedoch unmöglich. Es kommt zu keiner Parallelkonjugation der einzelnen Abschnitte des dünnen richtungslosen Knäuels, der Doppelfaden entsteht vielmehr zweifellos durch Längsspaltung des dicken richtungslosen Knäuels. Demnach unterscheidet sich die Prophase der ersten Reifungsteilung bis zur Ausbildung der Tetraden einzig und allein durch die Zwischenschaltung des polar gerichteten Knäuels und die äußeren Veränderungen, welche sich an ihm vollziehen von der Prophase einer Spermatogonienteilung oder einer beliebigen somatischen Mitose.

Die Frage der Parallelkonjugation.

Die Befunde von A. und K. E. Schreiner.

Durch die obige Feststellung erscheinen die Vorgänge der Spermatocytenreifung einfach und klar. Meine Beobachtungen stehen jedoch im Gegensatz zu einer ganzen Reihe der früher ermittelten Befunde an anderen Objekten, auf die ich zunächst, soweit sie für einen Vergleich in Frage kommen, eingehen will. Die ausführlichste Arbeit über die Spermatogenese eines urodelen Amphibiums (Salamandra maculosa) verdanken wir Meves (1897). Er beschäftigt sich jedoch in der Hauptsache mit den Veränderungen der Sphäre, weshalb seine Ausführungen hier weniger in Betracht kommen. In seiner Beurteilung der Reifungsteilungen schließt er sich im großen und ganzen der Anschauung Flemmings (1887) an, ebenso wie die große Anzahl von Untersuchern, welche gleichfalls Amphibienhoden als Ausgangspunkt ihrer Studien wählten, so Hermann (1888) Mc Gregor (1899) Eisen (1900) Benda (1893 u. a. a. O.), Janssens (1901, 1905) Kingsburry (1902) Janssens und Dumez (1903) und Andere. In offenkundigem Gegensatz zu ihren Mitteilungen stehen die Beobachtungen, welche A. und K. E. Schreiner (1906) an der Spermatogenese von Salamandra maculosa machten.

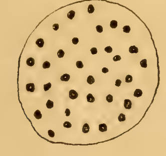
Sie beobachteten nach der letzten Spermatogonienteilung die Bildung eines Netzwerkes, das aus einzelnen, sehr langen Chromosomen besteht. Die weiteren Entwicklungsvorgänge lassen sich nur schwer beobachten „und wenn wir nicht mit den entsprechenden Prozessen von Tomopteris bekannt gewesen wären, hätten wir kaum die Bilder auf die Art gedeutet“. Ein derartiger Schluß ist stets sehr gewagt und auch in diesem Falle unrichtig, denn aus den Bildern, welche das Ehepaar Schreiner seinen Arbeiten beigibt (Abb. 4, 5, l. c.) läßt sich erkennen, daß es sich niemals um einzelne Chromosomen handeln kann, sondern lediglich um die Ausbildung eines Netzwerkes in der gleichen Weise wie beim Olm (Abb. 42, 43). Die Entstehung eines Monospirems wurde vom Ehepaar Schreiner nicht beobachtet, vielmehr gehen die Chromatinbügel der letzten Spermatogonienthelophase ohne ihre gegenseitige Orientierung zu verlieren unmittelbar in die dünnen Schlingen der Spermatocyten über. Die freien Enden der Chromosomen liegen

im Polfeld der Zelle und treten dort infolge einer Kondensation, die sich an ihnen vollzieht, bald als begrenzte Fäden hervor, während sie im Gegenpol einen lockeren, wirren Knäuel darstellen. Nunmehr nähern sich je zwei der dünnen Fadenenden einander und je zwei Chromosomen konjugieren. Sowohl vor, wie nach der Konjugation endigen die Chromosomen frei innerhalb des Kernes. Schließlich sind 12 bivalente Schlingen, die halbe Normalzahl vorhanden

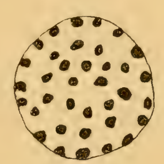
Die ganze obige Beschreibung krankt zunächst daran, daß sie sich größtenteils nicht auf direkte Beobachtungen, sondern in der Hauptsache auf Analogieschlüsse mit dem Tomopteristyp stellt. Aus den Abbildungen selbst ist weder eine deutliche Parallellagerung, noch auch eine Konjugation der Chromosomen zu erkennen. Der Vorgang der sich abspielt, ist vielmehr zweifellos der gleiche wieder, den ich beim Olm ermittelt habe. Die mit der polaren Orientierung einhergehende, bzw. sie verursachende Verdichtung der Fadenteile im Polabschnitt des Kernes hält das Ehepaar Schreiner für Parallelkonjugation, dagegen wurde die eigentliche Längsspaltung übersehen, wohl auch gar nicht nach ihr gesucht, da sie ja auch im Tomopteristyp nicht vorkommt. Dementsprechend wird dann ein Stadium, wie es etwa meiner Abbildung 66 entpricht, einfach an das in Abbildung 49 wiedergegebene angereiht, der ganze zwischenliegende Zeitraum aber durch die Phantasie überbrückt. Wie groß die Unterschiede in den einzelnen vom Ehepaar Schreiner wiedergegebenen „Stadien" aber sind, lehrt ohne weiteres ein Blick auf ihre Abbildungen.

Wie verhält es sich nun aber mit der Samenentwicklung bei Tomopteris selbst? Bei ihm tritt (1906 e) eine Auflockerung der Chromosomen in den jungen Spermatocyten bis zum völligen Verschwinden ihrer Grenzen ein. Während dieser Zeit wandert der Zentralkörper an den entgegengesetzten Pol der Zelle und von dieser Seite aus beginnt nun innerhalb des Kernes von neuem die Kondensation des Chromatins. Wie diese im einzelnen vor sich geht, läßt sich nicht genau beobachten. „Nicht selten haben wir indessen Bilder gesehen, die uns den Eindruck gegeben haben, daß das Chromatin der lockeren Schlingen sich zuerst zu einem unregelmäßig aufgebauten, stark gewundenen und gefalteten Bande sammelt, aus dem wieder die deutlich begrenzten dünnen Fäden hervorgehen." Der Vorgang scheint sich also auch hier, so glaube

ich wenigstens den eben erwähnten Satz verstehen zu müssen, auch die beigefügte Abbildung (18 l. c.) läßt ein solches Verhalten erkennen, unter Bildung eines Monospirems abzuwickeln. Kurze Zeit darauf sind wieder einzelne Chromosomen vorhanden, die bogenförmig als lange Schleifen den ganzen Kern durchsetzen und mit ihren freien Enden gegen den Pol der Zelle zu gerichtet sind. Diese Enden nehmen nun bald parallelen Verlauf an und vereinigen sich zu je zwei miteinander, bilden also Doppelfäden, die sich stärker färben und aus diesem Grunde auch dicker erscheinen als die beiden Einzelfäden. Wenn sich die Vereinigung über den ganzen Kern ausgebreitet hat, so ist schließlich nur die halbe Normalzahl der Chromosomenschlingen vorhanden. Irgendwelche Abbildungen, welche diese Zahlenangaben belegen, werden leider nicht beigegeben. Nach einiger Zeit spalten sich die konjugierten Chromosomen wieder der Länge nach und bilden dann die bekannten verschlungenen Chromosomenpaare.



Textabb. 14.



Textabb. 15.

Auch bei Tomopteris dürfte, soweit sich dies aus den Schreinerschen Abbildungen erkennen läßt, der Vorgang der Reifung der nämliche sein wie bei Proteus. Zweifellos richtig ist es, daß die Schlingen des polargerichteten Knäuels besonders in der Polhälfte des Kernes parallel zueinander gelagert sind, darin besteht ja eben das Bezeichnende dieses Zustandes. Auch sind die Einzelteile des Fadens in diesem Abschnitt etwas dicker, als im Gegenpolteil, da ja die Orientierung mit der Konzentration des Chromatins einhergeht, beziehungsweise durch sie bedingt wird. Diese besondere Lagerung führt jedoch niemals zu einer Verschmelzung von zwei Fadenabschnitten. Das Ehepaar Schreiner bringt keine Bilder, welche die Parallelkonjugation zahlenmäßig beweisen, dagegen füge ich hier noch zwei Textabbildungen bei, (14 und 15) welche beweisen, daß die Verdickung der parallelen Fadenteile durch Konzentration und nicht durch Konjugation bedingt wird. Textab-

bildung 14 stellt einen Querschnitt senkrecht zum Fadenverlauf durch den Polteil eines Kernes im Anfangsstadium der Orientierung dar, so wie es Abbildung 48 wiedergibt, Textabbildung 15 nach vollkommen durchgeführter Orientierung, so wie sie Abbildung 51 darstellt. Beide Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen und in ihnen ohne Eintragung von Einzelheiten nur die Querschnitte der einzelnen Fadenteile genau in natürlicher Größe wiedergegeben. Der Unterschied ist einleuchtend, jeder Faden in Textabbildung 15 hat gut die doppelte Querschnittsfläche als in Abbildung 14, wie leicht könnte man diese Tatsache mit der Parallelkonjugation erklären, wenn nicht die Zahlenverhältnisse dagegen sprächen. In beiden Fällen sind es nämlich 36 Fadenquerschnitte, die Anzahl der Turen ist demnach immer gleich 18, also gleich der Normalzahl der Chromosomen.

Die ganze Beschreibung der Tomopterisspermatogenese wie sie das Ehepaar Schreiner gibt, ist wenig ausführlich und in keiner Hinsicht überzeugend. Zudem werden die geschilderten Verhältnisse nicht durch entsprechende Abbildungen belegt. Die Autoren selbst (1908 b) messen nun zwar Abbildungen, die nach cytologischen Präparaten mit starken Vergrößerungen gezeichnet sind, keinen besonderen Wert bei, dürften in dieser Anschauung allerdings ziemlich vereinzelt dastehen. Jedenfalls aber müssen Abbildungen, falls sie als Beleg für irgend welche Befunde verwendet werden auch wirklich überzeugend sein, und das kann man von den Schreinerschen Zeichnungen nicht behaupten. Sie scheinen zwar meist die Parallellagerung einzelner kleiner Fadenabschnitte darzutun, niemals aber beweisen sie die erfolgte numerische Reduktion.

Eine scharfe Kritik verdient aber vor allem das weitere Vorgehen des Ehepaars Schreiner, das zum Beweis der Richtigkeit des Tomopteristyp eine ganze Reihe anderer Objekte, ich erwähne nur den oben besprochenen Feuersalamander (1906 a—1908) untersucht, sich bei ihnen aber nicht auf eine genaue Feststellung der gesamten Vorgänge der Gonocytogenese einläßt, sondern sich damit begnügt, einzelne Stadien aufzusuchen, welche dem Tomopteristyp zu entsprechen scheinen und aus ihnen dann Schlüsse auf die Parallelität auch der nicht beobachteten Vorgänge zu ziehen. Es liegt auf der Hand, daß ein solches Verfahren unzulänglich ist, bei seiner weitesten Anwendung wäre ja fürderhin jede Unter-

suchung einer Geschlechtszellenentwicklung überflüssig, sobald festgestellt wäre, daß die Kerne der jüngsten Spermatocyten und die der Spermatiden bei beiden Arten den nämlichen Bau zeigten.

Auf die Unvollständigkeit der Untersuchungen von Herrn und Frau Schreiner und vor allem auf die Unrichtigkeit ihrer Schlußfolgerungen ist schon des öfteren hingewiesen worden, so vor allem von Meves (1907, 1908), welcher sehr deutlich dartut, daß die vermeintliche Parallelkonjugation nichts anderes ist, als der Ausdruck eines sehr frühzeitig auftretenden Längsspaltes in den Chromosomen. Er weist auch darauf hin, daß es vollkommen unmöglich ist, ganz besonders bei Salamandra maculosa die Chromosomen des „Bukettstadiums" unmittelbar auf diejenigen der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen zurückzuführen. Es bildet sich vielmehr ein Ruhekern in den jungen Spermatocyten aus, dessen Gerüst sich aus groben rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk zusammensetzt. Beim Uebergang in die Wachstumsperiode verteilt sich dann das Chromatin auf die Lininstränge und es entsteht so ein außerordentlich dichtes Chromatingerüst, „das sich aus unregelmäßig geformten Knoten und dünneren Balken zusammensetzt". Dieses Gerüst erhält kurz darauf ein gleichmäßiges Aussehen, die Knoten verschwinden, gleichzeitig beginnen in der Polseite des Kernes die einzelnen Balken sich polar zu orientieren. Der Vorgang ist also auch hier fast genau der nämliche wie in den Spermatocyten des Olmes, allerdings kommt es nicht zur Ausbildung eines so klaren Monospirems.

Auch Janssens (1901) schildert den Vorgang in der gleichen Weise, er beobachtet an den orientierten Teilen des Fadens einen Längsspalt, den auch er als Beweis für die erfolgte Parallelkonjugation zweier Fadenabschnitte auslegt. Im Gegensatz dazu weist Meves sehr richtig darauf hin, daß die äußerst dichte und verwirrte Lage der Fadenteile in diesem Stadium eine Parallelkonjugation schon aus rein mechanischen Gründen ausschließt und daß die Dualität dieser orientierten Fadenteile nur eine scheinbare ist, bedingt durch eine zweireihige Anordnung der Chromatinkörner. Zu dem nämlichen Ergebnis gelangt auch Fick (1907), der sich nach eingehender Untersuchung der Schreinerschen Tomopterispräparate folgendermaßen äußert: „Der unbefangene Beobachter wird aus den Präparaten und Bildern glaube ich nur den

Eindruck gewinnen können, daß sich aus dem chromatischen Netzgewirr an der Polseite des Kernes auf der Grundlage feinster paralleler oder untereinander verflochtener Chromatinfäden gespaltene, sich allmählich verdickende Chromatinbalken anlegen.“

Auch Levy (1915) findet in den Kernen der jüngsten Spermatocyten von Rana esculenta ein Reticulum, dem feinste Chromatinkörner angelagert sind. Auch er läßt die Frage offen, ob es sich dabei um ein echtes Netzwerk oder nur um Ueberschneidung einzelner Fäden handelt, die Möglichkeit eines einzigen Fadens bespricht er nicht. Auf diesen Bau der jüngsten Spermatocyten hat übrigens schon Flemming (1887) aufmerksam gemacht, der gleichfalls die Frage nach der Natur dieses Netzwerks offen läßt. Meines Erachtens wird sie sich, so lange uns nicht neue Untersuchungsmethoden zur Verfügung stehen auch nicht mit Sicherheit entscheiden lassen. Bei Rana werden nach Levy die Fäden allmählich schärfer und deshalb besser unterscheidbar, sie nähern sich einander, so daß sie „in gewissen mittleren Strecken ihres Verlaufes“ parallel zueinander gelagert erscheinen. Zu einer Vereinigung dieser parallelen Fäden kommt es dagegen nie, sie ordnen sich vielmehr zum „Bukettstadium“ an, das allerdings nach den Schilderungen und Abbildungen Levys ganz anders aussieht als gewöhnlich, das Chromatin zieht sich zusammen, es tritt also Synapsis ein, nach der die Chromosomen dicker und immer noch paarweise mit den Enden vereinigt erscheinen, während ihres ganzen Verlaufes liegen sie aber deutlich getrennt voneinander. Levy bezeichnet diesen Zustand als Amphimetasyndese, er stellt im Grunde genommen einen der Parallelkonjugation zum mindesten sehr ähnlichen, wenn nicht gleichwertigen Vorgang dar, nur verschmelzen die beiden konjugierten Fadenteile ausschließlich mit ihren Enden und bleiben im übrigen getrennt voneinander. Was die Levysche Arbeit betrifft, so enthält sie leider nur eine recht kurze Schilderung der betreffenden Vorgänge, die auch aus den in äußerst spärlicher Anzahl beigegebenen Abbildungen nicht in überzeugender Weise zu erkennen sind.

Im Gegensatz dazu stehen die äußerst eingehenden, durch eine große Zahl von Abbildungen und genaueste Beschreibung belegten Untersuchungen von Champy (1913). Er weist zunächst auf die ungeheure Schwierigkeit der richtigen Seriation der einzelnen Bilder im Hoden der anuren Amphibien hin. Im großen

und ganzen vollzieht sich aber bei allen untersuchten Amphibienarten, Anuren als auch Urodelen die erste Entwicklung der Spermatocyten auf folgende Weise: Aus dem Ruhekern der Spermatocyten entwickelt sich zunächst ein feines Monospirem: „Il apparait dans le noyau un filament très fin (stade leptotène). Le filament s'oriente en un bouquet (stade du bouquet leptotène) puis à un stade dit amphitène, on observe vers un pôle du noyau un filament épais (tandis que dans le reste du noyau le filament est encore mince). Bientôt on a un bouquet constitué d'un filament entièrement épais (stade pachytène). Le bouquet pachytène se dédouble alors chaque filament devenent double par fissuration longitudinale: c'est le stade diplotène. Les filamentes se tordent ensuite de diverses manières en se raccoursissent." Aus dieser Beschreibung geht klar hervor, daß die Erscheinungen fast bis in alle Einzelheiten die nämlichen sind, wie die von mir beim Olm beobachteten. Diese Feststellung hat besonderen Wert, da die Untersuchungen Champys wirklich äußerst gründlich und genau sind, sie erstrecken sich über einen Zeitraum von 10 Jahren und erfassen eine ganze Reihe von Amphibienarten. Auch Champy verlegt also das Diplotène hinter den dicken Knäuel und nicht wie die meisten Autoren hinter den dünnen Knäuel, also vor das „Bukettstadium". Zu einer solchen falschen Seriierung kann lediglich das gleiche Aussehen einzelner Abschnitte des dünnen Fadens und der beiden Spalthälften des Doppelfadens verleiten, die angenommene Verschmelzung der beiden Teile wird dann meistens in die Synapsis verlegt, die ja alle Kernstrukturen mehr oder weniger vollkommen verdeckt, also der Phantasie weitesten Spielraum läßt und deshalb die Möglichkeit bietet, die heterogensten Bilder miteinander zu verbinden. Einzig und allein aus diesem Grunde halten wohl eine Reihe von Forschern mit einer solchen Zähigkeit gerade an dieser Zellform fest, über deren Bedeutung nach den Untersuchungen der letzten Jahre (Meves und andere) kaum mehr ein Zweifel bestehen kann. Die Synapsis ist eben eine anormale Zellform, das unnatürliche ihrer Erscheinung kann durch die verschiedenen Fixierungsmittel ausgelöst, bzw. wesentlich verstärkt werden, sie darf aber niemals in den normalen Entwicklungsgang eingereiht werden.

Die Befunde von v. Winiwarter und Sainmont.

Mit Hilfe der Synapsis erklären auch v. Winiwarter und Sainmont die Vorgänge, welche sie bei der Reifung der Eizellen feststellen konnten (1900, 1909). Die beiden Belgier stellen zuerst in den Kernen der jüngsten Ocyten eine feine Zerstäubung des Chromatins fest, indem sie wie ich schon früher (1918 c) nachgewiesen habe, offenkundig in Rückbildung begriffene Kerne in die normale Oogenese einreihen. Nach „dem Wiedererscheinen des Chromatins" zeigt der Kern feine, netzige Struktur, später entwickelt sich ein dünner kontinuierlicher Knäuel, der sehr lange bestehen bleibt. Die Fadenschlingen wenden sich nunmehr gegen den Pol der Zelle zu und legen sich gleichzeitig paarweise parallel zueinander. In der folgenden Synapsis konjugieren dann die beiden jeweils parallel gelagerten Fadenpaare und dadurch entsteht das Stadium des dicken Knäuels in welchem die Anzahl der Chromatinelemente auf die Hälfte reduziert ist. Als Beweis für die Richtigkeit seiner Seriierung bringt v. Winiwarter die Feststellung, daß sich in jüngeren Ovarien manchmal zahlreiche doppelfädige Kerne nachweisen lassen, während keine dickfädigen auffindbar sind, das erstere Stadium müsse also das jüngere sein. Dieser Beweis ist aber nicht stichhaltig, denn bei der großen Gleichmäßigkeit mit welcher sich die Entwicklung im ganzen Ovar abspielt, ist es leicht möglich, daß in manchen Zeitabschnitten sich die Längsspaltung schon an allen dickfädigen Kernen vollzogen hat, daß diese also nicht mehr auffindbar sind. Daß dies gerade bei einigen der jüngeren untersuchten Tiere der Fall ist mag Zufall sein. Als zweiten Beweis bringen die beiden Belgier Zahlenangaben. In der gleichen Art und Weise wie ich es oben ausgeführt habe, ermitteln sie an Querschnitten durch die parallel gelagerten Teile des Fadens die Anzahl der Querschnitte durch die einzelnen Turen und stellen dabei beim dicken Faden 36—42 Schnitte (Abb. 48, 49, l. c.), beim dünnen aber 74, also fast die doppelte Anzahl fest (Abb. 47 l c).

Ganz abgesehen nun davon, daß diese letztere Abbildung nicht ganz klar und keineswegs überzeugend ist, — man gewinnt vielmehr häufig den Eindruck, so besonders im linken unteren Abschnitt der Zelle, daß ein geschlängelter Fadenteil häufiger, drei bis fünfmal getroffen ist, bzw. in der Schnittebene liegt und daß knötchenförmige Verdickungen an ihm die Querschnitte vortäuschen, —

fällt auch die Größe der Zellen auf. Das nach Angabe der Autoren jüngere Stadium mit den 72 Querschnitten ist nämlich mehr als doppelt so groß als jedes der beiden angeblich späteren Stadien mit 36—42 Querschnitten. Wenn auch bei der Katze die Größe der Zellen sicherlich starken individuellen Schwankungen unterliegt, so erscheint es doch ausgeschlossen, daß die beiden, bzw. alle drei Bilder in der Reihenfolge aufeinander folgen, wie v. Winiwarter und Sainmont dies annehmen. Es fällt vielmehr bei der ganzen Arbeit auf, daß die dickfädigen, also angeblich älteren Stadien durchwegs viel kleiner sind als die doppelfädigen, angeblich jüngeren. Aus dieser Tatsache allein müßte man eigentlich den Schluß ziehen, daß die Bilder in der betreffenden Arbeit falsch aneinander gereiht sind, Abb. 48 und 49 (l. c.) sind frühere Stadien als Abb. 47 (l. c.). Damit ist die Sachlage geklärt, die früheren Bilder entsprechen dem polargerichteten Knäuel an dem sich nach Verschwinden der Orientierung die Teilung vollzieht, Abbildung 47 stellt, falls in der betreffenden Zelle tatsächlich 72 Querschnitte vorhanden sind, was aus der Abbildung nicht hervorgeht, die vollzogene Längsspaltung dar, nach der die Anzahl der Fadenquerschnitte selbstverständlich verdoppelt ist.

Diese Zahlenverhältnisse stimmen allerdings nicht mit den in den Oogonien gefundenen überein, allein hier stoßen v. Winiwarter und Sainmont überhaupt auf die größten Schwierigkeiten. Sie stellen nämlich die ganz einzigartige Erscheinung fest (1909), daß „Chez le chat comme chez le lapin (v. Winiwarter 1900) le nombre somatique et ovogonial ne correspond pas à celui de l'oeuf à maturité". Beim Kaninchen konnten nämlich in den Oogonien ungefähr 42 Chromosomen, in den Reifungsteilungen aber nur 10—12 festgestellt werden, bei der Katze dagegen in den Oogonien und Oocyten 36, in den Reifungsteilungen aber auch nur 10—12. Verschiedenheiten in der Chromosomenzahl zwischen somatischen Mitosen und denjenigen der Geschlechtszellen sind ja schon festgestellt worden, noch niemals aber ein Unterschied in der Zahl bei den Oogonien und Reifungsteilungen. Wenn die Zahlenangaben von v. Winiwarter und Sainmont stimmen würden, dann hätten wir es beim Kaninchen sowohl als auch bei der Katze mit einer doppelten Reduktion der Chromosomen auf ungefähr ein Viertel der Normalzahl zu tun. Zieht man daraus die weiteren Folgerungen, dann enthält jede reife Geschlechts-

zelle nur ein Viertel der Normalzahl, die befruchtete Eizelle aber nur die Hälfte und wenn die Zahl nicht durch irgendeinen geheimnisvollen Vorgang sich immer wieder von selbst ergänzt, dann müßte, selbst bei nur kurzer Fortdauer dieses Prozesses über mehrere Generationen die Chromosomenzahl gleich Eins sein. Das ist unmöglich. Die Chromosomenzahlen beim Kaninchen und bei der Katze bedürfen also unbedingt einer Nachprüfung und erst dann können die Befunde v. Winiwarters und Sainmonts in den Rahmen einer Erörterung über die Reduktion eingezogen werden. Soviel ich aus den Abbildungen der beiden Belgier erkenne, wurde die Feststellung der Zahlen bei der Katze in der Polansicht der Spindel bei Oogonienteilungen vorgenommen (Abb. 11—14 l. c.). In diesem Zustande sind aber die beiden Spalthälften der Chromosomen fast stets schon getrennt, es handelt sich um die nämlichen Bilder, wie ich sie beim Olm vorfand (Abb. 28—32) und dementsprechend haben wir hier nicht mehr die Normalzahl, sondern die doppelte Zahl der Chromosomen vor uns. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, lassen sich die Vorgänge der Reifung der Keimzellen bei der Katze ohne jede Zwangshypothese und gewaltsame Seriierung erklären, die Chromosomenzahl beträgt 18—20 und nicht 36—42, im Stadium des dicken Fadens ist die Normalzahl der Turen vorhanden, die später durch Längsspaltung verdoppelt und schließlich durch die Pseudoreduktion und Reduktion auf die Hälfte herabgesetzt wird. Das Eine können wir aber schon jetzt mit Sicherheit sagen, daß in den Stadien, welche von v. Winiwarter und Sainmont als Beweis für die Parallelkonjugation anführen, eine Reduktion noch gar nicht stattgefunden hat. Denn die reduzierte Chromosomenzahl beträgt für die Katze nach Angaben der beiden Belgier selbst 10—12, im fraglichen Stadium sind aber noch 18—20 Schleifen, also die Normalzahl vorhanden, die dann durch Längsspaltung verdoppelt wird. Die eigentliche Reduktion aber haben die beiden Belgier gar nicht beobachtet.

Ich glaube im Vorhergehenden nachgewiesen zu haben, daß die beiden Hypothesen, welche eine Parallelkonjugation beweisen sollen, wie sie einerseits das Ehepaar Schreiner für Tomopteris, andererseits v. Winiwarter und Sainmont für Säugetiere aufgestellt haben, auf unrichtige Beobachtungen gestützt sind. Der Irrtum beruht einerseits in der falschen Deutung des frühzeitig als Ausdruck der später erfolgenden Teilung auftretenden

Längsspaltes im Sinne einer parallelen Vereinigung zweier einzelner Chromosomen (Schreiner), andererseits in der falschen Seriation der Bilder bei unsicheren Zahlenverhältnissen, indem das Doppelfadenstadium wegen seiner entfernten Aehnlichkeit im Bau der Einzelelemente unmittelbar hinter das Dünnfadenstadium gereiht und die spätere Lücke in der Beobachtungsreihe durch die Synapsis ausgefüllt wird. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein alle Arbeiten, welche die Parallelkonjugation schildern, in ähnlich ausführlicher Weise zu besprechen, die eben geltend gemachten Einwände treffen in der einen oder anderen Form auf jede von ihnen zu, weshalb es überflüssig erscheint hier auf Einzelheiten einzugehen. Ganz abgesehen aber davon, daß alle die Untersuchungen, welche eine Parallelkonjugation der Chromosomen beweisen wollen, auf falscher Seriation der Bilder oder sonstiger unrichtiger Deutung der Bilder fußen, lassen sich auch noch andere Tatsachen aufführen, welche gegen eine solche Art der Reduktion sprechen.

Theoretische Bedenken gegen die Parallelkonjugation.

Da die Parasyndese die Herabsetzung der Normalzahl der Chromosomen auf die Hälfte bewirken soll, so muß sie, da eine solche Reduktion ausschließlich bei der Reifung der Keimzellen stattfindet, ein Vorgang sein, der auch einzig und allein diesen Gebilden zukommt, und alle Erscheinungen welche mit ihr in unmittelbarem Zusammenhang stehen, so vor allem die Parallellagerung der einzelnen Abschnitte des lockeren Knäuels, bzw. der in diesem Sinne gedeutete Längsspalt an den Chromosomen dürften sich nur in den reifenden Geschlechtszellen finden. Dem ist jedoch nicht so. Wie schon Flemming in seinen grundlegenden Arbeiten über die Kernteilung gezeigt hat (1887 und 91), tritt der Längsspalt in den Chromosomen bei sich teilenden Epithel und Bindegewebszellen der Salamanderlarve „in einem viel früheren Stadium als viele Untersucher anzunehmen scheinen" auf, nämlich unmittelbar nach der Ausbildung des Monospirems. „Man kann in diesen ihren ersten Stadien und überhaupt weiter bis zur Muttersternform ja eigentlich nicht wörtlich von einer Spaltung reden, da es in den Chromosomen außer den zwei Chromatinkörnerreihen jetzt wie vor der Spaltung ein achromatisches Lininsubstrat gibt,

das . . . die beiden Chromatinreihen zusammenhält." Auf diese Tatsache weist gleichfalls Meves 1907 hin, und Heidenhain gibt (1907, Seite 151) an, daß er im Epithel der Kiemenblätter von Salamandra in den Tochterzellen bei einer Teilung, also noch wesentlich früher als Flemming die Chromosomen schon vor ihrem Eintreten in den Ruhekern deutlich längsgespalten erkannt hat, wobei jede der Spalthälften aus nur einer Serie „Pfitzschnersche Kugeln" bestand. Es kann also in den Chromosomen ein Längsspalt auftreten, ohne daß unbedingt ein Auseinanderrücken der beiden Spalthälften nachfolgen muß, und mit dieser Tatsache lassen sich die Befunde von v. Winiwarter und Sainmont (1900, 1912), Janssens (1901, 1905) und Dumez (1908) erklären, ebenso alle jene, welche gleichfalls eine Parallelkonjugation der Chromosomen aus den nämlichen Gründen beweisen sollen, so die Arbeiten von Schönfeld (1901), Maréchal (1907), Tretjakoff (1904), Bonnevie (1905, 1906), Lerat (1905), Stevens (1905), Marcus (1906 1908), A. und K. E. Schreiner (1906 u. a. a. O.), Grégoir (1909, 1910) und andere.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß der Längsspalt der Chromosomen vielleicht auch durch besondere Lichtreflexe und Spiegelungen vorgetäuscht werden kann, ohne überhaupt vorhanden zu sein, eine Tatsache, auf die Levy aufmerksam macht, der ich allerdings keine allzu hohe Bedeutung beimessen kann, da ja in den fraglichen Entwicklungsabschnitten die Chromosomen meist aus vielen einzelnen Körnern zusammengesetzt erscheinen, also keine spiegelnde, glatte Oberfläche besitzen, die das Zustandekommen derartiger Reflexe ermöglicht.

Als Gegenbeweis gegen die Parallelkonjugation wird auch häufig die Tatsache angeführt, daß auch an Monosomen häufig Erscheinungen beobachtet werden können (von Baehr 1909 und Buchner 1909), welche stark an die bei der Parallelkonjugation gefundenen Bilder erinnern und schließlich vor allem der Umstand, daß Kühn (1908) in jungen Oocyten von sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern, bei denen also keine Reduktion stattfindet, Stadien nachweisen konnte, „die ohne Zweifel an die Bilder erinnern, die A. und K. E. Schreiner für Tomopteris geben und aus bestimmten Gründen als parallele Konjugation deuten". Das

Für und Wider dieser Anschauung ist schon häufig genug erörtert worden, in letzterer Zeit besonders von Wassermann (1914) und anderen, so daß ich hier nicht nochmals darauf einzugehen brauche.

Die Befunde Rabls.

Eine besondere Stellung zu der Frage nehmen noch die Beobachtungen ein, die Rabl (1915) in seinem Nachruf auf Van Beneden, über die Eireifung von Askaris megalocephala bivalens mitteilt. Auch er beobachtet die Parallelkonjugation der Chromosomen in der Synapsis, nur zeigt diese ganz besondere Formen, indem nämlich die Chromatinmasse des Kernes sich nicht auf einen, sondern auf zwei Klumpen zusammenzieht, deren jeder einem konjugierten Chromosomenpaar entsprechen soll. Wenn die Zusammenziehung sich löst, so liegen in der Zelle wieder vier Einzelchromosomen, genau wie vor der Synapsis, von denen jedes in der Folgezeit eine Längsspaltung in zwei Tochterhälften erfährt. „Es haben sich also die in der sog. Synapsis konjugierten homologen Chromosomen wieder voneinander getrennt. Diese Trennung ist nicht etwa als eine Längsspaltung der zwei chromatischen Platten des Keimbläschens aufzufassen; vielmehr ist sie von einer Längsspaltung, wie sie die Chromosomen einer typischen Mitose erfahren, sehr wesentlich verschieden.“ Leider ist die ganze Schilderung der Vorgänge, im Gegensatz zu den sonstigen Gewohnheiten Rabls nur sehr kurz und wenig eingehend, immerhin geht deutlich aus ihr hervor, daß Rabl die Synapsis keinesfalls als ein Mittel auffaßt, um die Zahl der Chromosomen zu reduzieren, wie dieser Vorgang sich abspielt, werden wir weiter unten noch besprechen, sondern lediglich als die nahe und nur sehr kurzdauernde Vereinigung je zweier homologer Chromosomen zum Zwecke des gegenseitigen Substanzenaustausches. Wir dürfen aber wohl annehmen, daß auch bei Askaris diese „Pseudosynapsis“ kein normales Stadium ist, ihre Ausschaltung aus dem Entwicklungsgang der Oocyte macht ja nicht die geringsten Schwierigkeiten, da die Kernbilder vor und nach ihr in jeder Hinsicht vollkommen identisch sind, der eigentliche Entwicklungsgang also in keiner Weise beeinflußt wird.

Die mutmaßliche Bedeutung der polaren Orientierung.

Ich glaube im Vorhergehenden gezeigt zu haben, daß die Hypothese der Parallelkonjugation einer eingehenden Kritik nicht standhalten kann, und wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß die frühe Entwicklung der Gonocyten, wie die große Aehnlichkeit der Bilder ja zeigt, sich in ihren Grundzügen ebenso oder wenigstens ähnlich abwickelt wie beim Olm. Es kommt zur Ausbildung eines kontinuierlichen Knäuels, der sich konzentriert, polar anordnet, zahlreiche Substanzen abgibt und schließlich der Länge nach spaltet. Die Vorgänge sind im großen und ganzen, wie ich es schon des öfteren betont habe, die nämlichen, wie die, welche sich in der Prophase der Spermatogonienteilungen und der somatischen Mitosen abspielen, einzig und allein die polare Orientierung und die Substanzabgabe unterscheidet die erste Reifungsteilung von diesen. Welche Aufgabe fällt nun gerade diesen beiden Vorgängen zu, wir müssen doch annehmen, daß keine der Erscheinungen, die wir bei der Reifung der Gonocyten beobachten, nutzlos ist oder auch nur irgend einem anderen Zweck dient, als der Vorbereitung auf die Reifungsteilung und schließlich auf die Vereinigung mit der gegengeschlechtlichen Zelle?

Offenbar werden während der polaren Orientierung die in den Chromosomen enthaltenen Erbanlagen, das Idiochromatin, schon unter dem Einfluß der Sphäre in bestimmter Weise angeordnet, für die Teilung vorbereitet, während gleichzeitig alle überflüssigen Substanzen, das Trophochromatin, abgegeben werden. Denn wenn wir auch, wie ich schon des öfteren betont habe, den Kern nicht als ausschließlichen Träger der Vererbung betrachten dürfen, da sicherlich dem Plasma und zwar besonders den als Mikrosomen oder Plastosomen bezeichneten Teilen eine ganz hervorragende Rolle bei der Uebertragung elterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen zukommt, so können wir doch nicht jede Uebertragung durch den Kern, bzw. durch die Chromosomen ausschließen.

Die Umlagerung der einzelnen Elemente in den Chromosomen läßt sich ja unmittelbar beobachten, die Körner des dünnen Knäuels verändern ja nicht nur ihre Form, sondern auch ihre gegenseitige Lage in erheblichem Maße, dabei erfährt die ganze Substanz des Spirems eine Auflockerung, sie verliert an innerer Festigkeit und

mangels jeglicher Lininbrücken, die ja in dieser Zeit vollkommen fehlen, auch an gegenseitigem Halt. Aus diesem Grunde geraten die Chromosomen schon jetzt, noch während des Bestehens der Kernmembran in ein Abhängigkeitsverhältnis von den Centriolen, deren Einfluß sich in der polaren Orientierung deutlich genug geltend macht. Er ist am stärksten im Polteil des Kernes, am wenigsten deutlich aber in den Abschnitten, die am weitesten von der Sphäre entfernt gelegen sind. Wenn dann die einzelnen Körner ihre endgültige, für die Reifungsteilungen günstigste Lagerung in den Chromatinschlingen angenommen haben, dann gehen die weiteren Veränderungen vor sich, nämlich die Bildung der seitlichen Ausläufer, die kurz nach ihrem Auftreten wieder abschmelzen und spurlos im Kernsaft aufgelöst werden. Offenbar handelt es sich auch bei diesem Vorgang um eine Konzentration des Chromatins, alle überflüssigen Substanzen, die während des Wachstums der Spermatocyte tätig waren, also das Trophochromatin werden abgegeben, nach ihrem Verschwinden besteht der nunmehr wesentlich substanzärmere Knäuel ausschließlich aus Idiochromatin, also aus der Substanz, die wir als Träger der durch die Chromosomen vererbbaren Eigenschaften betrachten. Mit dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer treten aber wieder Lininbrücken auf, die während der ganzen Zeit von der Bildung des dünnen bis zur Entstehung des dicken Knäuels nicht nachweisbar waren. So tiefgreifende Umlagerungen, wie sie während der Ausbildung des polargerichteten Knäuels sowohl in Hinsicht auf die Lage, als auch die Struktur des Spirems zu beobachten waren, wären ja ganz unmöglich, wenn auch nur die geringste Verbindung und Festigung der einzelnen Chromatinabschnitte untereinander bestände. Sobald solche Einrichtungen wieder erkennbar werden, d. h. mit dem Auftreten der Lininbrücken macht sich auch ihr Einfluß auf die Lagerung der Chromatinteile wieder geltend und tritt gegenüber dem Einfluß der Sphäre in den Vordergrund. Infolge dessen verschwindet jetzt mehr und mehr die polare Orientierung.

Während aller dieser Vorgänge bleibt stets die Kernmembran gut darstellbar und als lückenloses Gebilde erhalten. Eine Abgabe von chromatischen Substanzen während der polaren Orientierung aus dem Kern in das Plasma konnte ich niemals beobachten, wenngleich es wahrscheinlich erscheint, daß die beim Abschmelzen der seitlichen Ausläufer in das Enchylem gelangenden Teile des Tro-

phochromatins nicht im Kern selbst verbleiben, sondern auf irgendeine Art und Weise ausgestoßen werden. Offenbar erfolgt ihr Durchtritt durch die Kernmembran jedoch in einer Form, die sich morphologisch nicht darstellen läßt, es gelingt aber auch nicht im Plasma selbst, in der Umgebung der Sphäre oder an anderen Stellen irgendwelche chromtische Substanzen zu einer beliebigen Zeit der Samenentwicklung nachzuweisen. Auch eine Massenzunahme der Mitochondrien und Anhäufung um die Sphäre, wie sie im Stadium der polaren Orientierung häufig beschrieben wird, konnte nicht beobachtet werden, dagegen manchmal das Auftreten von „Pseudochromosomen" in ihrer Umgebung, wie sie von Heidenhain (1900) beschrieben worden sind, allerdings nur bei Anwendung der Hämatoxylinmethode. Die fraglichen Gebilde ließen sich niemals mit typischen Kernfärbemitteln zur Anschauung bringen und es ist deshalb wohl unrichtig auf sie lediglich wegen ihrer Aehnlichkeit in ihrer äußeren Form die Bezeichnung „Pseudochromosomen" anzuwenden, es handelt sich wohl eher um Mitochondrien oder ähnliche Plasmaeinschlüsse. Jörgensen beobachtete in Oocyten von Proteus im Stadium des polargerichteten Knäuels unmittelbar den Chromatinaustritt aus dem Kern, ganze Abschnitte der Chromatinschleifen ließen sich direkt in das Plasma verfolgen und waren in späteren Stadien im Plasma losgelöst aufzufinden, auch von anderer Seite sind ähnliche Beobachtungen, nur nicht durch so klare Bilder belegt mitgeteilt, so besonders von Buchner (1909, 1910). Dieser äußert allerdings in letzterer Zeit (1918) auf Grund seiner ausführlichen Beobachtungen an Insekteneiern selbst Zweifel an der Möglichkeit eines unmittelbaren Chromatinübertrittes von dem Kern in das Plasma. Da sich in den Spermatocyten des Olmes wie schon erwähnt, keine ähnlichen Bilder nachweisen lassen, so will ich es auch unterlassen, hier näher auf die erwähnten Befunde einzugehen, sondern ihre Besprechung auf die Beschreibung der Oogenese verschieben.

Bis zum Verschwinden der polaren Orientierung, ja noch über diesen Zeitpunkt hinaus bis zur Beendigung der Längsspaltung bleibt der Faden als kontinuierliches Gebilde erhalten, ein Zerfall in einzelne Chromosomen wie er besonders von Anhängern der Parallelkonjugation beschrieben wird, findet auch während der polaren Orientierung nicht statt, nur deutet die starke Umbiegung in der Gegend der Polseite die Stellen an, an denen später, wenigstens

aller Wahrscheinlichkeit nach die Querteilung erfolgt. Rabl hat ja (1886) zuerst darauf hingewiesen, daß die Chromatinschleifen vor der Längsteilung mit der Konvexität ihrer Krümmung gegen das Polfeld zu angeordnet sind und daß von diesem Punkt aus die Spaltung beginnt. Hätte nun vor oder während der polaren Orientierung schon ein Zerfall des Knäuels in einzelne Schleifen stattgefunden, dann hätten wir in diesem Zustand wieder eine Besonderheit der ersten Reifungsteilung zu erblicken, da ja dann die Lagerung gerade umgekehrt wäre als in somatischen Mitosen. Angedeutet ist eine solche Lagerung ja zweifellos auch beim Erhaltenbleiben der Kontinuität des Fadens. Allein bis zur Teilung selbst gehen noch viele Umlagerungen an den Chromosomen vor sich und in der Mitose zeigen sie schließlich doch ihre typische Lagerung zu den Zentralkörpern in der gleichen Weise wie bei den Spermatogonienteilungen. Einige Forscher nehmen ja allerdings eine Umlagerung des Polfeldes an, so besonders wieder das Ehepaar Schreiner. Sie schildern sogar eine Wanderung der Centriolen von einem Pol der Zelle zum anderen, während der die Chromosomen die nämliche Lagerung wie in den Tochtersternen der letzten Spermatogonienteilungen beibehalten. Allein diese Schilderung stützt sich wieder auf die Annahme, daß die Chromosomen des polargerichteten Knäuels sich unmittelbar von denjenigen der letzten Spermatogonienteilungen herleiten lassen, eine Anschauung, die, wie schon von vielen Seiten bewiesen wurde, wegen des eingeschobenen netzförmigen Stadiums unhaltbar ist, und zweitens auch auf die gleichfalls unrichtige Feststellung, daß in den fraglichen Stadien schon einzelne Chromosomen vorhanden sind.

Die Tetradenbildung durch endweise Konjugation.

Aehnliche Befunde an anderen Objekten.

Unmittelbar nach vollzogener Längsspaltung des Fadens, bzw. dann, wenn die beiden Spalthälften, deren Bildung wohl in ein wesentlich früheres Entwicklungsstadium zurück verlegt werden kann, deutlich voneinander abgerückt sind, ohne dabei ihr gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis aufzugeben, erfolgt die Querteilung des Fadens, sein Zerfall in die einzelnen Chromosomen, deren jedes entsprechend der Längsspaltung des Fadens selbst wieder aus zwei gleich langen Hälften besteht. Die Zahl der Chromatinelemente

ist gleich der Normalzahl der Chromosomen und schon diese Tatsache allein schließt eine vorhergegangene Parallelkonjugation aus.

Diese längsgespaltenen Chromosomen erfahren in der Folgezeit eine sehr wesentliche Verdickung und Verkürzung, ihre Spalthälften schlingen sich in der bekannten Art und Weise umeinander, gleichzeitig legen sich je zwei Paare mit den Enden aneinander, verschmelzen und bilden so Vierergruppen, die dann in der halben Normalzahl vorhanden sind. Alle diese Vorgänge spielen sich sehr rasch nacheinander ab und sind schon aus diesem Grunde schwerer zu beobachten als die früheren, zudem erscheint das Kernbild wegen der großen Anzahl der in ihm enthaltenen ziemlich richtungslos liegenden Einzelelemente auch nicht mehr so übersichtlich. Die endweise Vereinigung erfolgt nicht bei allen Paaren gleichzeitig, sie kann sich vielmehr in einzelnen Fällen sehr stark, bis zum Eintritt in die Teilungsspindel verzögern und gerade diese Bilder beweisen am deutlichsten, daß die Entstehung der Tetraden so vor sich geht, wie ich es hier beschrieben habe.

Wie bei jeder indirekten Kernteilung, so erfolgt also auch in der Prophase der ersten Spermatogonienteilung ein Zerfall des Monospirems in die Normalzahl der Chromosomen. Ein solcher Vorgang ist in der Spermatogenese verhältnismäßig selten beobachtet worden, zuerst wohl von Calkins (1895) bei Lumbricus. Dort treten in den Spermatocyten erster Ordnung 32 längsgespaltene Chromosomen auf, die sich paarweise zur Bildung von 16 Tetraden vereinigen. Ganz ähnliche Verhältnisse schildert allerdings schon früher (1891) Henking bei Pyrrhocoris. Weit häufiger kam dies Verhalten in der Oogenese zur Beobachtung, wo die Untersuchung und Zählung ja wesentlich dadurch erleichtert wird, daß die Konjugation der Chromosomen erst viel später, nach der Aus- und Rückbildung der Lampenzylinderputzerformen erfolgt. So beschrieb sie Rückert (1892) bei Selachiern und wies sehr deutlich nach, daß es sich um eine Längsspaltung der Chromosomen handelt, der Begriff der Parallelkonjugation war ja zu dieser Zeit überhaupt noch nicht bekannt. Es bedeutet deshalb eine völlige Verkennung der Tatsachen, wenn Levy (1915) meint, die Parasyndese sei durch die fragliche Arbeit vorbereitet worden, denn er übersieht dabei vollkommen die Zahlenverhältnisse und gerade diese sind es, welche in den fraglichen Stadien den Ausschlag geben.

Beim Vorhandensein der Normalzahl längsgespaltener Chromosomen kann eben von einer Parallelkonjugation, durch die ja die Reduktion bedingt werden soll schlechterdings nicht die Rede sein. Die nämlichen paarweise verschlungenen Chromosomenfäden beobachtete auch Fick (1892) im Axolottlei und äußerte wohl als erster den Gedanken, daß ein solches Gebilde nicht durch „unvollständige Teilung eines ursprünglichen Keimbläschenchromosoms", sondern durch „unvollständige Vereinigung von zwei verschiedenen solchen zu einem neuen Individuum" entstanden sei. Wenn die Paarlinge dann später verschmelzen, würde eine wahre Zahlenreduktion gegeben sein. Er gibt aber selbst zu, daß diese Annahme nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Der erste, der die Parasyndese ausführlich beschrieb und zur Erklärung der Reduktion heranzog, war v. Winiwarter (1900) auf Grund seiner Untersuchungen am Kaninchenei. Allerdings hatte er für seine Beobachtungen ein denkbar ungünstiges Objekt ausgesucht, denn bei Säugetieren wickeln sich wie bei allen Warmblütern ja die Vorgänge der Zellteilungen besonders rasch ab, so daß, ganz abgesehen von der geringen Größe der fraglichen Elemente, Zählungen äußerst schwierig sind. Dies geht auch deutlich genug aus der schon oben erwähnten Tatsache hervor, daß v. Winiwarter ganz außergewöhnliche Zahlenverhältnisse vorfand, nämlich eine Reduktion der Chromosomen nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel der Normalzahl. Schon dieser Umstand allein nimmt seinen Untersuchungen, so schöne Ergebnisse sie in anderer Beziehung gezeitigt haben, jeglichen Wert für die Entscheidung der Reduktionsfrage, bei ihr handelt es sich nun einmal um einen der wenigen Fälle, wo wir die Biologie auf mathematische Grundlagen stellen können und müssen, und deshalb kann sie auch nur unter Hinzuziehung der Ergebnisse sicherer Zählungen an Hand von einwandfreien Präparaten geklärt werden.

Der Anschauung v. Winiwarters schlossen sich später Janssens und Grégoire und mit ihnen die ganze Löwener Schule an, dann vor allem auch das Ehepaar Schreiner. Alle diese belegen ihre Angaben entweder überhaupt nicht durch sichere Zählungen, oder begehen, falls wirklich zahlenmäßige Feststellungen gemacht wurden, den Fehler, die ausgebildeten Tetraden nach vollzogener Pseudoreduktion den Chromosomen der Oogonien- der Spermatogonienteilungen gegenüberzustellen. In diesem Falle ist die

Zahl der Chromatinelemente selbstverständlich reduziert, ohne daß dadurch ihre Entstehung geklärt wäre. Fast stets werden dann die beiden endweisen vereinigten Hälften, da der Querspalt nicht zu erkennen ist, für ein einziges Chromosom erklärt und so die Annahme der Parasyndese gestützt.

Im Gegensatz dazu stehen aber eine ganze Reihe von Mitteilungen, welche die Bildung der Tetraden in ganz gleicher oder wenigstens sehr ähnlicher Weise beobachten konnten, wie ich sie bei Proteus festgestellt habe, einige dieser Befunde will ich zum Belege hier anführen. Dabei ergeben sich nicht unerhebliche Unterschiede für die Spermatogenese und Oogenese, die jedoch nicht so sehr auf der Verschiedenheit der Reifungsteilungen selbst beruhen, als auf der Schnelligkeit mit der sich die einzelnen Phasen der Entwicklung abspielen.

In der Prophase der ersten Reifungsteilung nimmt bei der Spermatogenese die polare Orientierung des Knäuels die längste Zeit in Anspruch, wie sich aus dem gegenseitigen Mengenverhältnis der vorgefundenen Bilder ohne weiteres schließen läßt. Nach dem Verschwinden der Orientierung und der Ausbildung des dicken richtungslosen Knäuels geht die Entwicklung rasch vonstatten, einzig und allein die starke Konzentration des Chromatins und das Einrücken der Tetraden in die Aequatorialplatte nimmt noch längere Zeit in Anspruch. Beide Reifungsteilungen spielen sich an einer sehr großen Zahl von Einzelzellen innerhalb des Hodens ab und sind dementsprechend in der Spermatogenese meist gut beschrieben, ebenso wie das lange dauernde Stadium der polaren Orientierung, wohingegen die Vorgänge der Segmentierung des Fadens, die Konjugation der Chromosomen und die Ausbildung der Tetraden wegen der geringen Zahl der Bilder, die sich von diesen Stadien als Zeichen ihrer kurzen Dauer nachweisen lassen, meist kaum beobachtet wurden.

Anders bei der Eireifung, besonders der meroblastisch sich teilenden, mit reichlichem Nahrungsdotter beladenen Eier. Hier spielen sich die Vorgänge im Anfang der Entwicklung verhältnismäßig rasch ab und meist nur während der embryonalen Ausbildung des Eierstockes, also während eines kurzen, scharf umschriebenen Zeitabschnittes. Im Ovar des ausgewachsenen Tieres finden sich, besonders bei Säugern und Sauropsiden fast nur mehr Oocyten vom Stadium des dicken, richtungslosen Knäuels an. Ihre Entwicklung schreitet jedoch nur sehr langsam fort und erstreckt sich über Mo-

nate, ja sogar über Jahre. Dagegen spielen sich die Reifungsteilungen meist sehr rasch nacheinander und häufig erst nach der Ausstoßung des Eies aus dem Ovar ab, also nur an einzelnen Zellen. Dementsprechend ist in der Ovogenese meistens die Wachstumsperiode sehr ausführlich untersucht, wohingegen die Anfangsstadien der ersten Teilung, die beiden Reifungsteilungen selbst und mit ihnen die Konjugation und Reduktion der Chromosomen gewöhnlich nur unvollständig, in weit auseinanderliegenden Bildern beobachtet werden können.

In den Grundzügen spielt sich aber die Entwicklung der beiden Arten von Geschlechtszellen, — zu dieser Annahme sind wir in Anbetracht der bisher bekannten Tatsachen sicherlich berechtigt — bei allen Tier- und Pflanzenarten in genau der gleichen Art und Weise ab, und es ist deshalb wohl angängig und unserer Erkenntnis sicherlich nur förderlich, wenn wir die Vorgänge bei den beiden Geschlechtern gegenüberstellen und die Lücken auf der einen Seite durch entsprechende Ergänzungen an Hand der Beobachtungen am anderen Geschlecht ausfüllen.

In einem Punkte stimmen zunächst die überwiegende Mehrzahl aller Untersucher überein, nämlich in der Feststellung, daß schon in die Spindel der ersten Reifungsteilung nur die halbe Normalzahl von Chromosomengruppen eintritt. Jede dieser Gruppen muß nun aus zwei einzelnen Chromosomen bestehen, falls wir nicht einfach annehmen wollen, wie dies ja von mancher Seite geschieht (Meves, Fick, O. Hertwig), daß in der Prophase der ersten Reifungsteilung der Gonaden überhaupt nur die reduzierte Zahl der Chromosomen gebildet wird. Diese Anschauung stützt sich auf die völlige Negierung der Chromosomenindividualität, *sie ist aber schon allein deshalb nicht zu halten, weil ja bei einer ganzen Reihe von genau untersuchten Objekten nachgewiesen ist, daß in den reifenden Geschlechtszellen nach dem Zerfall des Knäuels zunächst die Normalzahl von längsgespaltenen Chromosomen vorhanden ist*, so bei Selachiern (Rückert 1892), Lumbricus (Calkins 1895), Ophryotrocha puerilis (Korschelt 1895), Coläus monedula (Stieve 1918) und anderen Objekten, besonders auch nach den letzten Untersuchungen von Rabl (1915) bei Askaris megalocephala bivalens, wo die einfache Anordnung

und die große Uebersichtlichkeit der Zellbilder jeden Irrtum ausschließen, außerdem nach den hier mitgeteilten Befunden in der Samenentwicklung des Olmes.

Gerade diese eben erwähnten Fälle sind es, die uns Aufschluß über die Entstehung der Vierergruppen geben müssen, denn sie können in erster Linie zeigen, wie die Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen erfolgt, sie beweisen zunächst auch, daß die Längsspaltung im allgemeinen der primäre, die Konjugation aber der sekundäre, sich wesentlich später abwickelnde Vorgang ist. Wenn in einer Gonocyte vor der ersten Reifungsteilung die Normalzahl gespaltener Chromosomen nachweisbar ist, dann kann sich die Konjugation auf zwei verschiedene Arten abspielen, nämlich erstens, indem sich je zwei der längsgespaltenen Chromosomen nebeneinanderlegen, so daß es zur Bildung von Vierergruppen käme, die aus vier nebeneinanderliegenden Chromosomenhälften bestehen. Oder aber je zwei Paare vereinigen sich endweise, wodurch Tetraden mit einem Längs- und Querspalt entstehen. Beide Anschauungen haben bekanntlich ihre Anhänger, das merkwürdige ist nur, daß auch die meisten Verfechter der parallelen Vereinigung an den Tetraden einen Querspalt auffanden, für dessen Entstehung keine Erklärung beigebracht werden kann. Für die Entstehung der Tetraden durch endweise Vereinigung je zweier längsgespaltener Chromosomen treten in erster Linie ein: Rückert (1893, 1894) vom Rath (1892, 1895) Haecker (1895), Popoff (1908), Goldschmidt (1908). Sie schildern den Vorgang im Anschluß an die Untersuchungen von Rükkert am Cyklopsei in der Art, daß aus dem Knäuel die halbe Zahl längsgespaltener Chromatinelemente hervorgeht, an denen ein Querspalt deutlich anzeigt, daß je zwei Chromosomen in der gleichen Weise wie ursprünglich im Knäuel vereinigt bleiben, ein Vorgang, den Wassermann (1914) für Zoogonus mirus gleichfalls nachgewiesen hat. Die Trennung der konjugierten Chromosomen ist schon vor und während der ersten Reifungsteilung durch die Anwesenheit des Querspaltes angedeutet, sie erfolgt jedoch erst in der zweiten Reifungsteilung.

In diesen Fällen erfolgt also die Konjugation während der Ausbildung des kontinuierlichen Knäuels. Bei allen den Objekten aber, bei welchen in den Keimzellen zunächst die Normalzahl längsgespaltener Chromosomen vorhanden ist, findet die Konjugation

erst später statt, manchmal bei vereinzelten Gebilden sogar erst dann, wenn die Mehrzahl der Tetraden schon in der Spindel angeordnet ist, ja bei einzelnen von ihnen wenn ihre Spalthälften schon auseinanderzuweichen beginnen. Ob diese Vereinigung nach einer bestimmten Regel erfolgt und nach welcher können wir nicht angeben. Rabl meint zwar, daß jeweils homologe väterliche und mütterliche Chromosomen konjugieren, da bei Askaris die beiden durch Querspalt getrennten Chromosomen stets gleich groß sind. Beim Olm trifft dies sicher nicht zu, die beiden Hälften zeigen hier gewöhnlich recht verschiedene Länge und wenn wir berechtigt sind aus der gleichen Größe einen Schluß auf die Homologie zu ziehen, so müssen wir hier annehmen, daß die konjugierten Gebilde nicht homolog sind.

In genau der gleichen Weise wie hier für den Olm geschildert wurde, vollzieht sich die Tetradenbildung auch in der Eireifung von Ophryotrocha puerilis nach den Untersuchungen von Korschelt (1895). Die Chromosomennormalzahl beträgt bei diesen Anneliden 4, sie ist also sehr gering und erleichtert dadurch trotz der geringen Größe der Zellen die Beobachtung. In den jungen Oocyten zerfällt der Kernfaden in 4 lange, längsgespaltene Schleifen, die sich später verkürzen, zu je zweien endweise aneinanderlegen und so zur Bildung richtiger Stäbchentetraden führen. Die Reifungsteilungen wickeln sich dann allerdings anders ab, als ich hier beschrieben habe, indem in der ersten die beiden konjugierten Chromosomen wieder getrennt werden, in der zweiten aber die Spalthälften jedes Stäbchens auseinanderrücken. Eine solche Möglichkeit des Verlaufs der Teilungen ist ja bei den Vierergruppen theoretisch stets gegeben, es ist jedoch schwer bei einem Objekt wie das von Korschelt untersuchte, wo die Chromosomen eine sehr erhebliche Verkürzung fast bis auf Punktform erfahren, zu unterscheiden, in welcher Richtung die Trennung erfolgt. Ich will jedoch auf diese Frage hier zunächst nicht näher eingehen.

Bekanntlich hat das Ehepaar Schreiner (1906 d) es versucht die äußerst ausführlichen und überzeugenden Schilderungen Korschelts zu widerlegen. Die betreffende Arbeit fußt wieder ganz auf der Tomopterisuntersuchung. In ihr wird zunächst festzustellen versucht, daß die Normalzahl der Chromosomen 8 und nicht 4 sei, es handelt sich dabei um Zählungen von Aequatorialplatten, die wohl zum nämlichen irrtümlichen Ergebnis geführt

haben wie bei v. Winiwarter und Sainmont. Da aber gar nicht angegeben wird, ob in den reifen Geschlechtszellen 4, oder wie dies nach den Korscheltschen Untersuchungen wohl sicher anzunehmen ist nur 2 Chromosomen vorhanden sind, so kommen die Schreinerschen Beobachtungen für die Beurteilung der Reduktionsfrage überhaupt nicht in Betracht.

Ganz ähnliche Vorgänge schildern auch Foot und Strobell (1913) bei der Bildung der Kreuztetraden, in denen wir sicher die nämlichen, durch endweise Vereinigung zweier längsgespaltener Stäbchen entstandenen Gebilde zu erblicken haben, wenngleich die beiden Autoren selbst sich die Entstehungsweise etwas anders vorstellen.

Aehnliche Befunde bei Degenerationsvorgängen.

Nun sind aber die Tetraden auch keine Bildungen, welche ausschließlich den reifenden Geschlechtszellen eigentümlich sind, sie lassen sich vielmehr auch bei anderen Teilungen beobachten, hier allerdings fast immer nur in Zellen, die offenkundig Zeichen der Rückbildung an sich tragen. So konnte Flemming Tetraden in den Spindeln pluripolarer Mitosen der Ursamenzellen des Salamanderhodens auffinden, seine Befunde wurden später am gleichen Objekt durch Nicolas (1892) bestätigt, desgleichen durch Paulmier (1899) bei Anasa tristis und durch Levy (1915) bei Rana; der letztere fand sie in zweifellos degenerierenden Ursamenzellen. Hertwig konnte sie künstlich durch Strychnineinwirkung auf Eier während des Furchungsstadiums erzeugen, Haecker (1908) und Schiller (1908/09) bei Cyklops durch Beeinflussung der trächtigen Weibchen mittels Narcoticis. Alle diese Fälle beziehen sich aber auf Elemente der Keimdrüsen und wir dürfen deshalb wohl annehmen, daß durch die teils künstlich infolge äußerer Schädigungen erzeugten, teils in der Gonade selbst gelegenen Krankheitsvorgänge außergewöhnliche Verhältnisse geschaffen wurden, welche das frühzeitige bzw. unzeitgemäße Auftreten der Tetraden zur Folge hatten. Die Fähigkeit zur Tetradenbildung wohnt eben allen Keimzellen inne und kann durch physiologische oder pathologische Bedingungen ausgelöst werden, sehen wir ja auch beim Zerfall somatischer Zellen häufig Kernbilder auftreten, welche große Aehnlichkeit mit den Prophasen der Mitosen besitzen. Desgleichen haben wir in den pluripolaren Teilungen

sicherlich krankhafte Bilder zu erblicken, und es ist gerade hier recht gut möglich, daß durch den abnormen Zug der Spindelfasern nach verschiedener Richtung hin ein Zerreisen der durch den Krankheitsprozeß geschädigten Chromosomen erfolgt, das dann zur Entstehung der fraglichen Erscheinungen führt.

Aber nicht nur in Gonadenzellen, welche sich rückbilden oder sonstwie außergewöhnliche Verhältnisse zeigen, auch in somatischen Zellen wurden schon tetradenähnliche Bildungen beschrieben, so von Hartmann (1910) bei Trichonymphiden, von Della Valle (1907) in Körperzellen von Salamandra, Popoff (1908) in Leberzellen von Paludina, Marcus (1908) in der Thymus und anderen. In allen den fraglichen Fällen handelt es sich jedoch nur um mehr oder weniger tetraden ähnliche Gebilde, die lediglich ein oder das andere Chromatinelement betreffen, niemals aber um deutliche, bei allen Chromosomen einer Zelle schön ausgebildete Vierergruppenbildung. Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier mit zufälligen, durch Schnittrichtung bedingten Lageverhältnissen zu tun, oder was wahrscheinlicher ist, mit krankhaften Vorgängen, die nichts anderes bedeuten, als den beginnenden Zerfall der Zelle. Dieser Ansicht sind auch die meisten der eben genannten Untersucher, denen wir die Kenntnis der betreffenden Formen in somatischen Zellen verdanken.

Es lag nun nahe in der gleichen Weise, wie es von anderer Seite für die Parasyndese geschah, aus der Tatsache des Vorkommens solcher, den reifenden Oocyten und Spermatocyten eigentümlichen Bildungen in anderen, besonders zugrundegehenden Zellen die Schlußfolgerung zu ziehen, daß es sich bei der Vierergruppenbildung stets um krankhafte Formen handle, denen keinerlei Bedeutung für die normale Entwicklung zukomme. In diesem Sinne äußern sich vor allem Marcus, Della Valle und Popoff. Ihre Ausführungen lassen sich jedoch durch zwei Tatsachen widerlegen.

Die Ausbildung der Tetraden in den reifenden Geschlechtszellen läßt sich nämlich bei günstigen Objekten sehr deutlich beobachten, sie ist ja doch nichts anderes als der Schlußstein zu einer Reihe von Entwicklungsvorgängen, an deren physiologischem Geschehen kein Zweifel bestehen kann, da sie sich an einer großen Anzahl von Zellen einwandfrei beobachten lassen und mit logischer Folgerichtigkeit zu den betreffenden Bildungen hinleiten. Auch

läßt sich die normale Weiterentwicklung des Prozesses während der ersten Reifungsteilung deutlich verfolgen; sie beweist klar genug daß es sich bei den Vierergruppen in den reifenden Keimzellen um progressive, physiologische Bildungen handelt, nicht aber um regressive, pathologische, welche den Untergang der Zellen zur Folge haben.

Dagegen lassen die in anderen Zellen aufgefundenen Tetraden, ganz abgesehen davon, daß es sich bei ihnen ja meist nur um vereinzelte, den Vierergruppen ähnliche Gebilde handelt, niemals irgendwelche Zweifel darüber bestehen, daß sie tatsächlich nichts anderes sind, als der Ausdruck krankhafter Vorgänge, die über kurz oder lang zum endgültigen Zerfall der Chromosomen und damit zum Untergang der ganzen Zelle führen. Und wie auch Levy ganz richtig bemerkt, besteht keinerlei Grund, einen physiologischen Vorgang wegen seiner entfernten Aehnlichkeit mit manchen Stadien krankhafter Prozesse gleichfalls als pathologisch hinzustellen.

Die Tetraden sind also physiologische Bildungen, die durch endweise Aneinanderlagerungen je zweier längsgespaltener Chromosomen entstehen. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet kann auch über das Endergebnis der beiden Reifungsteilungen kein Zweifel mehr bestehen, auf jede der reifenden Geschlechtszellen mit der reduzierten Chromosomenzahl kommt eines der vier Teile einer Vierergruppe und da ja je zwei von diesen durch Längsspaltung aus einem Chromosoma hervorgegangen sind, so müssen auch je zwei der Spermatiden bzw. der betreffenden Bildungen der Eizelle einander gleichwertig sein. Einen anderen Modus der Verteilung nach einwandfreier Beobachtung der Stäbchentetraden beschreibt nur Matschek (1909, 1910); er nimmt eine nochmalige Längsspaltung der Tetradenlängshälften an, da sich an ihnen zu gewissen Zeiten ein sekundärer Längsspalt erkennen läßt. In diesem Falle wäre aber die endweise Vereinigung, die ja durch den deutlichen Querspalt bewiesen wird, vollkommen zwecklos und beide Teilungen wären homoeotypisch, Aequationsteilungen. Offenbar handelt es sich bei den fraglichen Untersuchungen um eine unrichtige Deutung des sekundären Längsspaltes, der entweder vorgetäuscht sein kann (Levy 1915) oder aber, was wahrscheinlicher ist, nur der Ausdruck einer jedem Chromosoma innewohnenden Eigenschaft ist, die sich in der Neigung zur doppelreihigen Anordnung der Einzelelemente geltend macht. In diesem Falle bedeutet sie aber gewisser-

maßen nur eine phylogenetische Reminiszenz, die zu keiner wirklichen Trennung der sekundären Längshälften führt. Wie vor jeder Teilung, so würde sich auch in diesem Falle vor der zweiten Reifungsteilung eine Längsspaltung der Chromosomen vorbereiten; die Spalthälften entfernen sich jedoch nicht voneinander, sondern es erfolgt nur die Trennung der beiden Tetradenhälften an der Stelle des Querspaltes, also der früheren endweisen Vereinigung.

Die anderen Theorien über die Reduktion.

Die Faltungstheorie.

Im schroffsten Gegensatz zu den eben geschilderten Tatsachen steht die Anschauung derjenigen Autoren, welche die Vierergruppen sich durch sekundäre Längsspaltungen zweier vorher parallel vereinigter Chromosomen bilden läßt. Sie erklärt zunächst die Entstehung der reduzierten Zahl der Chromatinelemente durch die Parallelkonjugation, eine Anschauung, die sich, wie schon gesagt, nur dann vertreten läßt, wenn die Zählung, was ja meistens geschieht, erst an den vollausgebildeten Tetraden nach der Pseudoreduktion vorgenommen wird. In diesem Zustand erhöht zwar die starke Konzentration des Chromatins die Uebersichtlichkeit des Zellbildes und erleichtert die zahlenmäßige Feststellung dadurch ganz wesentlich; allein gerade da ist der Querspalt und mit ihm die wahre Zusammensetzung der Tetraden meist am stärksten verdeckt. In der ersten Reifungsteilung weichen nach der betreffenden Anschauung die beiden konjugierten Chromosomen wieder auseinander, es ist die eigentliche Reduktionsteilung, während in der zweiten Teilung eine gewöhnliche Längsspaltung erfolgt, sie spielt sich also ganz in der Art einer gewöhnlichen Mitose ab, jedoch an der halben Normalzahl der Chromosomen.

Mit der Parallelkonjugation legen also ihre Verfechter in die Reifung der Keimzellen einen vollkommen neuen, sonst nirgends zu beobachtenden Vorgang, dessen Zweck in der innigen Aneinanderlagerung zweier homologer Chromosomen und dem dabei erfolgenden Austausch elterlichen Substanzen und Eigenschaften bestehen soll. Im Gegensatz dazu stellt die endweise Vereinigung eine Erscheinung dar, die wir in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung im Stadium des Monospirems auch bei den somatischen Mitosen zahlreicher Objekte beobachten können, die sich bei der Reifung der Keimzellen nur in

besonderer Weise abwickelt und die sinngemäße Verteilung der Chromosomen bei der Reduktion auf die reifen Geschlechtszellen verbürgt. Die Unterschiede zwischen beiden Vorgängen sind, wie schon von mehreren Seiten betont wurde, grundlegender Art; die Verschiedenheit in der Anschauung beruht in letzter Linie darauf, daß die Anhänger der Parallelkonjugation den in der Reifung der Geschlechtszellen in der Prophase der ersten Teilung, wie bei jeder Mitose auftretenden Längsspalt für den Ausdruck der Vereinigung zweier Einzelelemente halten.

Trotz dieser scharfen Gegensätze ist in der letzten Zeit von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, die beiden Anschauungen durch Aufstellung einer dritten Theorie zu überbrücken. Kompromisse führen nie zu etwas Gutem, am allerwenigsten in der Wissenschaft, wenn sie zwei entgegengesetzte Anschauungen in Einklang bringen sollen. So hat auch hier der Versuch einer Vereinigung der endweisen mit der Parallelkonjugation in keiner Weise klärend gewirkt, sondern nur sehr deutlich gezeigt, daß diejenigen, welche einen solchen Versuch machen, sich über die Vorgänge der Reifung und vor allem ihre theoretische Bedeutung nicht ins Klare gekommen sind. Die Verfechter dieser Anschauung, so besonders Montgomery (1903/05) sowie Farmer und Moore (1904, 1905) nehmen an, daß die bivalenten Chromosomen sich unmittelbar von den „Bukettschleifen" herleiten lassen, indem die anfänglich endweise vereinigten Chromosomen an der Verschmelzungsstelle abgeknickt und dadurch einander genähert werden. Diese ursprüngliche Näherung geht schließlich in eine Parallellagerung und gegenseitige Verschlingung über, wobei die „Abbiegung an der ursprünglichen Vereinigungsstelle" so stark sein kann, daß hier schließlich ein Durchbrechen erfolgt und dadurch erscheinen die beiden Chromosomen schließlich parallel gelagert und lassen die ursprüngliche Entstehungsweise nicht mehr erkennen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Faltung oder nach Grégoire (1909) Repliement.

Die Amphymetasyndese.

Fast die nämlichen Verhältnisse nimmt Levy an, er läßt die Chromosomen im Bukettstadium sich mit ihren beiden Enden aneinanderlegen, auch im übrigen sich einander nähern, so daß auf

kürzere oder längere Strecken eine Parallelität der beiden Teile entsteht. „Eine parallele Konjugation dagegen, zumal mit Fusion, aus der ein Pachynema entsteht, das sich später durch Längsspaltung teilt und zur Amphitäne führt, muß ich mit Fick, Goldschmidt, Meves, Champy entschieden bestreiten, da ich dafür keine Anhaltspunkte finde.“ Diese „Amphimetasyndese“ Levys stellt aber im Grunde genommen prinzipiell den nämlichen Vorgang dar, wie ihn die Faltungstheorie annimmt, nur unter einem anderen Namen und beide sind im Prinzip ein und dasselbe, wie die Parallelkonjugation, nur daß bei ihnen keine so innige Vereinigung der beiden Hälften erfolgt wie dort. Alle diese Erklärungen laufen eben nur darauf hinaus, die bekannten zopf- und 8er-förmigen, in der halben Normalzahl vorhandenen Chromatinfiguren als nebeneinander gelagerte Einzelchromosomen zu schildern, während sie in Wirklichkeit je zwei hintereinander gelagerte längsgespaltene, aber stark verkürzte Chromosomen darstellen. Bei einer Anschauung, wie sie von Kemnitz (1903), Levy und andere vertreten, ließen sich die Gegensätze zwischen endweiser und paralleler Vereinigung überbrücken, beide Autoren haben jedoch die Bildung der Stäbchentetraden, wie sie unter anderem auch hier beschrieben wurde, nicht richtig studiert. Selbst Grégoire gibt in seinem ausführlichen Referat (1910) über die Teilung der Geschlechtszellen ein falsches Schema von der endweisen Konjugation und beschreibt den Vorgang wie folgt: Das Spirem spaltet sich zunächst der Länge nach[1]) „mais ce ne sont pas les deux moitiés résultant de ce clivage, qui vont devenier les deux branches diacinétiques Fig. 43 f. Celles ci ont une autre origine: le spirème dédoublé ne tarde pas à se segmenter transversalement en n/2 tronçons Fig. 43 e, formés chacun de deux chromosomes somatiques aboutés; en même temps ces tronçons se replient en forme d'anses plus ou moins orientées par rapport au centre du noyau (second contraction); puis le repliement s'accentuant, les deux branches de chaque anse — c'est à dire les deux chromosomes somatiques aboutés —, se rabbattent l'une sur l'autre, du moins généralement, arrivant à être parallèles ou même à s'entrelacer Fig. 43 f et deviennent ainsi les deux branches des gemini diacinétiques. Pendent ce temps la fente longitudinale peut s'oblitérer plus ou moins;

---

[1]) l. c. Seite 249.

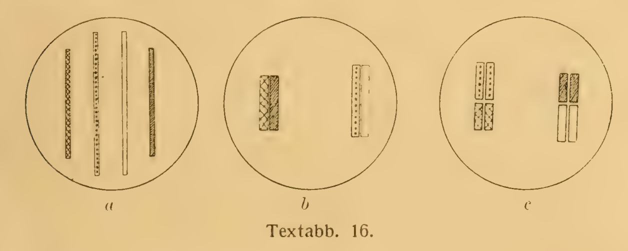
souvent elle s'oblitère complètement Fig. 43 e et f; de plus, une fente transversale se produit généralement au point où les deux chromosomes somatiques sont aboutés, c'est-à-dire au sommet de l'anse repliée Fig. 43 f.“

Das was also von Grégoire als Metasyndese beschrieben wird, ist nichts anderes, als eine etwas modifizierte Faltungstheorie, nur haben die beiden endweise vereinigten und schließlich nebeneinander gelagerten Chromosomen anfangs eine Längsspaltung erfahren, die dann später wieder verschwindet. Der gleichen Anschauung schließt sich auch Levy an, der das Schema von Grégoire wiedergibt (Textabbildung 13 l. c.) und den Vorgang folgendermaßen beschreibt: „Der Spiremfaden kontrahiert sich, in ihm tritt manchmal prophasisch ein wiederverschwindender Längsspalt auf, die Kontraktion geht weiter (e) und führt zur Bildung von zweiarmigen Chromosomengruppen . . . Im allgemeinen wird aber von den Metasyndetikern der Vorgang in folgender Weise erklärt: Während oder schon vor dem Bukettstadium verkleben je 2 Chromosomen an ihren Enden (end to end, Telosynapsis Montgomery). Durch einen Querspalt oder durch Faltung (repliement) entstehen die Chromosomen à deux branches.“ Die Reifungsteilungen vollziehen sich dann so, daß die erste reduktionell, heterotypisch, die zweite äquationel, homöotypisch erfolgt; ein grundlegender Unterschied zwischen der parallelen Konjugation und endweisen Konjugation bestünde also wirklich nicht, wie dies ja auch Grégoire annimmt.

Die grundsätzlichen Unterschiede zwischen paralleler und endweiser Konjugation.

Im allgemeinen sollte man doch denken, daß man eine Anschauung, bevor man sie zu widerlegen sucht, gründlich studiert und vollkommen über sie ins Klare kommt, dies ist jedoch in bezug auf die Metasyndese weder von Grégoire noch von Levy geschehen. Der grundlegende Unterschied zwischen den beiden Auffassungen besteht, wie ich schon des öfteren betont habe, nicht so sehr in der verschiedenen Auslegung der Vorgänge, die sich während der polaren Orientierung des Knäuels abwickeln, sondern in erster Linie in der verschiedenen Deutung des Längsspaltes der reduzierten Chromosomengruppen. Ist er der Ausdruck der parallelen Lagerung

zweier verschiedener Chromosomen, dann ist die erste Teilung in jedem Fall reduktionell, heterotypisch und die zweite, die dann eine Längsspaltung der beiden Chromosomen voraussetzt, homöotypisch, äquationell, obwohl sie sich nur an der halben Chromosomenzahl vollzieht. Ist der Längsspalt dagegen, wie es die endweise Vereinigung der Chromosomen fordert, der Ausdruck einer Längsspaltung, einer richtigen Teilung, ähnlich der, wie sie bei jeder Mitose zu beobachten ist, dann verläuft die erste Teilung, falls nicht der von Korschelt geschilderte Fall eintritt, homöotypisch, äquationell, die zweite aber ist die heterotypische Reduktionsteilung, die an der Stelle des Querspaltes, des Vereinigungsortes der beiden Chromosomen erfolgt. Darin besteht also der grundlegende Unterschied in den beiden Auffassungen, der sich durch keinerlei Hilfshypothesen oder Kompromisse, wie sie die Faltungstheorie und die Amphymetasyndese darstellen, überbrücken läßt.



Textabb. 16.

Um alle Zweifel zu beheben, habe ich in beifolgender Textabbildung Nr. 16 die beiden Vorgänge rein schematisch dargestellt. 16 a zeigt eine Gonocyte am Ende der Wachstumsperiode, in ihr sind 4 Chromosomen vorhanden, von denen je 2 gleich lang sind, also nach der Anschauung mancher Untersucher als homolog bezeichnet werden können. Die verschiedenen Chromosomen sind durch verschiedene Arten der Zeichnung wiedergegeben, so daß sie sich in Abbildung 16 b und 16 c, trotz der Veränderung in der äußeren Form, wiedererkennen lassen. 16 b zeigt nun die Chromosomengruppen unmittelbar vor der ersten Reifungsteilung in einer Anordnung, wie sie sich bei der Parallelkonjugation, bei der Faltungstheorie und bei der Amphimetasyndese ergeben muß. Je 2 gleichlange Chromosomen bilden eine Gruppe und liegen zueinander parallel, die Teilung erfolgt im Längsspalt, trennt also einfach die

konjugierten Chromosomen wieder voneinander. Abbildung 16 c dagegen gibt den Bau der Tetraden wieder, wie er aus einer endweisen Vereinigung der Chromosomen resultiert. Der Unterschied ist in den vorhergehenden Ausführungen deutlich genug auseinandergesetzt worden und geht auch klar aus dem Schema hervor. Die endweise Konjugation ermöglicht dabei eine Vereinigung nicht nur gleichlanger Chromosomen, die man vielleicht als homolog bezeichnen kann, sondern auch solcher von ungleicher Länge, also wahrscheinlich heterologer Gebilde. Auch hier besteht jede Tetrade aus 2 Chromosomen, die jedoch zum Unterschied vom ersten Fall hintereinander gelagert sind. Die erste Teilung erfolgt auch hier in der Richtung des Längsspaltes und halbiert jedes einzelne Chromosoma während erst durch die zweite Teilung die Trennung der konjugierten Chromosomen in der Richtung des Querspaltes erfolgt.

Die Annahme der Parallelkonjugation setzt außerdem voraus, daß in jeder reifenden Gonocyte je 2 Chromosomen gleich lang sind, denn nur solche können ja parasyndetisch miteinander verbunden werden. Ein solches Verhalten ist jedoch bisher keineswegs bewiesen, ja die Untersuchungen Rabls am Askarisei zeigen sogar recht deutlich, daß alle in einer Zelle vorhandenen Chromosomen von verschiedener Länge sein können; die Unterschiede sind zum Teil recht beträchtlich, wiewohl man fraglos 2 längere und 2 kürzere Chromosomen unterscheiden kann. Obwohl aber Rabl selbst zugibt, daß häufig ein einzelnes Chromosoma ganz besonders lang ist und keinen gleich großen Partner besitzt, so nimmt er doch an, daß die beiden längeren und kürzeren Chromosomen jeweils einander homolog sind. Seine Hypothese stützt sich also ausschließlich auf theoretische Erörterungen und nicht auf morphologische Befunde.

Die Anwesenheit des Querspaltes in den Tetraden allein, die auch bei einer ganzen Reihe von Objekten, bei denen nach Ansicht der Untersucher eine Parallelkonjugation stattfindet, sehr deutlich zu erkennen ist, so z. B. bei Askaris canis (Marcus 1906), oder die scharfe Knickung, welche die beiden Längshälften der Tetraden an der ursprünglichen Vereinigungsstelle in den Telophasen der ersten Teilung bei fast allen Lebewesen, Tieren sowohl als auch Pflanzen, erfahren, weisen deutlich genug darauf hin, daß an dieser Stelle eine Durchtrennung in der zweiten Teilung erfolgt. Da wir aber nicht dazu berechtigt sind, für sie eine Querhalbierung der

ganzen Chromosomen anzunehmen, denn eine solche bedeutete einen Vorgang, der zu stark im Widerspruch stände mit allem, was wir bisher über den Mechanismus der Teilungen wissen, so bleibt keine andere Deutung übrig, als die der Trennung ursprünglich endweise konjugierter Chromosomen, und nur durch sie können auch diejenigen Fälle erklärt werden, bei denen in den jungen Gonocyten die Normalzahl der Chromosomen als längsgespaltene Gebilde vorhanden sind, oder sollen wir hier gleichfalls eine Parallelkonjugation annehmen? Wie ließe sich dann die durch den Längsspalt bedingte Verdoppelung der Einzelelemente erklären? Im Gegensatz dazu läßt sich der an den Chromosomenhälften in der Telophase der ersten Teilung häufig erkennbare sekundäre Längsspalt leicht in der Weise deuten, wie ich es oben getan, in welchem Falle es keineswegs an ähnlichen Beispielen bei körperlichen Mitosen fehlt.

Die erste Reifungsteilung.

In der ersten Teilung erfolgt eine Trennung der Chromosomenlängshälften, während die endweise vereinigten Tetraden, also die miteinander verschmolzenen Hälften zweier konjugierter Chromosomen vereinigt bleiben. Sie verändern jedoch ihr gegenseitiges Lageverhältnis und erscheinen schließlich im Tochterstern nicht mehr hintereinander, sondern parallel gelagert. Diese Umgruppierung ist wohl in erster Linie eine Folge des Zuges der Spindelfasern, die sich nur an den konjugierten Enden der Chromosomen anheften und an dieser Stelle die beiden Längshälften auseinanderziehen. Dadurch entstehen die bekannten rauten- und ösenförmigen Figuren, die ja in der Gonocytogenese des Tier- und Pflanzenreiches schon bei sehr zahlreichen Objekten beschrieben, aber meist anders gedeutet wurden. Es erübrigt sich, hier nochmals auf alle diese Befunde einzugehen, ihre Beurteilung ergibt sich aus dem im vorigen Abschnitt Gesagten.

Die erste Reifungsteilung ist also eine Aequationsteilung. Nach der ganzen Entstehung der Vierergruppen stand ja ein solches Verhalten zu erwarten. Allerdings hätte auch die Möglichkeit bestanden, daß jeweils die beiden zu einer Tetrade vereinigten Chromosomen in der ersten Reifungsteilung wieder getrennt würden. In diesem Falle wäre die erste Teilung eine Reduktionsteilung in der Art, wie dies Korschelt (1895) für Ophryotrocha schildert,

außerdem Henking (1891) für die Eibildung der Feuerwanze, Paulmier (1898/99) und Montgomery (1898/99) für Anasa und Euchistus. In allen diesen Fällen besteht jedoch die Möglichkeit, daß die weitgehenden Umgestaltungen, welche die Tetraden infolge der starken Konzentration des Chromatins und später unter dem Einfluß des Zuges der Spindelfaser erleiden, zu Täuschungen geführt haben. Die Form der Vierergruppen verändert sich ja während des Auseinanderrückens der Chromosomen in der Art, daß der ursprüngliche Längsspalt sich verkürzt, der Querspalt sich aber verlängert, bis schließlich in bezug auf die Länge zwischen beiden das umgekehrte Verhältnis wie ehedem besteht. Werden nun diese Umgestaltungen selbst nicht beobachtet, sondern nur ihr Endergebnis, so kann die Anschauung entstehen, welche die eben genannten Forscher vertreten. Besonders für Anasa tristis scheint mir nach den Abbildungen, die Paulmier (1899) gibt, die Möglichkeit einer solchen Täuschung gegeben. Beim Olm kann die Möglichkeit einer Reduktion in der ersten Teilung schon ganz allein auf Grund der Art und Weise, wie die Tetraden in den Aequator der ersten Teilung eintreten, mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden.

Bei der Diakinese zeigt sich wieder sehr deutlich die ungleiche Größe der beiden konjugierten Chromosomen, indem die beiden Hälften jeder Tetrade zu ganz verschiedenen Zeitpunkten auseinanderweichen. Auch dieser Vorgang wurde schon häufig beschrieben, so besonders auch im Pflanzenreiche bei Lilium speciosum von Grégoire (1899), bei Lilium Martagon von Strasburger (1900), vom gleichen Forscher auch bei einer Reihe anderer Objekte, im Tierreich auch besonders in der Spermatogenese der Amphibien. Meist wurde von den betreffenden Forschern der Teilungsvorgang jedoch anders gedeutet; sie erblickten in der ersten Teilung eine Trennung der beiden früher parallel konjugierten Chromosomen, die durch den Zug der Spindelfasern stark abgeknickt werden.

Bei Proteus erfahren die konjugierten Chromosomenhälften der Präspermatiden eine Trennung an der Stelle des früheren Querspaltes und liegen dann isoliert paarweise nebeneinander, wobei ihre ungleiche Größe deutlich zur Anschauung kommt und sicher beweist, daß es sich um keine Längsspaltung eines einzelnen Chromosoma handeln kann. Manchmal lassen sich jetzt an ihnen die An-

deutungen eines Längsspaltes erkennen. Die Chromosomen sind in der Normalzahl vorhanden und aus dieser Feststellung geht im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die nebeneinander gelagerten Gebilde ungleich groß sind, deutlich genug hervor, daß die erste Teilung eine homöotypische Aequationsteilung ist.

Die Präspermatiden.

Ausbildung der Kerne.

Nach einem anfänglichen Zusammenrücken, das wohl unter dem Einfluß des Centriol erfolgt, weichen dann die Chromosomen wieder auseinander und erscheinen nunmehr durch Lininbrücken verbunden, eine Kernmembran bildet sich, das Chromatin verteilt sich und so kommt es zur Ausbildung der Präspermatidenkerne. Sie zeigen einen Bau, wie wir ihn sonst in den Ruhekernen der Zellen finden, allerdings ist die Lage der einzelnen Chromosomen meistens durch eine dichtere Anhäufung der Chromatinklumpen gekennzeichnet. Ob wir allerdings berechtigt sind, hier von einem tatsächlichen Ruhezustand zu sprechen, mag noch entschieden werden. Wir können ja im Leben jeder Zelle verschiedene Abschnitte und Funktionen unterscheiden. Gleich nach der Entstehung aus der Mutterzelle, gleichgültig ob diese nun durch direkte oder indirekte Mitose erfolgt, verteilt sich bei jeder somatischen Zelle das Chromatin in bestimmter Weise im Kerne, Protoplasma und Kern wachsen heran, bis beide die ihnen zukommende Größe erlangt haben. Dann teilen sie sich wieder oder aber sie verharren in dem erlangten Zustand längere Zeit und erfüllen inzwischen diejenigen Funktionen, zu denen sie auf Grund ihrer physiologischen Eigenart befähigt sind, so lange, bis sie sich wieder in zwei Tochterindividuen teilen oder zugrunde gehen. Dabei verändert der Kern seinen Bau wenig oder gar nicht mehr, wohingegen das Protoplasma tätig ist; es sondert spezifische Substanzen ab, die teils wieder besondere physiologische Funktionen übernehmen, teils aber auch als Exkrete ausgeschieden werden. Den Zustand des Kernes nun, der zwischen zwei Teilungen oder zwischen der letzten Teilung und dem Zelltod gelegen ist, bezeichnet man im allgemeinen als den Ruhezustand, wohl weil während seines Bestehens sich keine wesentlichen anatomischen Veränderungen an ihm abspielen. Die spezifische Tätigkeit der Zelle findet ja gewöhnlich keinen sinn-

fälligen Ausdruck in Veränderungen der Kernstruktur, sondern nur in der des Plasmas. Die Bezeichnung Ruhe bezieht sich demnach nur auf die nicht nachweisbaren Veränderungen im anatomischen Bau des Kernes, in eigentlicher vollkommener Ruhe befindet sich ja die lebende Zelle niemals, abgesehen vielleicht von einzelligen Wesen im Zustande der Encystierung.

In ihrem äußeren Bau gleichen nun die Kerne der Präspermatiden fast vollkommen denjenigen solcher Ruhezellen und trotzdem sind wir bei ihnen wohl kaum berechtigt, von eigentlichen Ruhekernen zu sprechen, da der fragliche Zustand keine Bildung von längerer Dauer, sondern lediglich eine kurze Phase des fortlaufenden Entwicklungsganges darstellt, die unmittelbar nach ihrer Ausbildung kontinuierlich in die nächste Phase übergeht; es erfolgt ja sofort die erneute Rekonstruktion der Chromosomen. Die Telophase der ersten Reifungsteilung geht also kontinuierlich in die Prophase der zweiten Reifungsteilung über und während dieser fortlaufenden Entwicklung nimmt der Kern in einem gewissen Zeitpunkt das nämliche Aussehen an, wie es die Ruhekerne anderer Zellen bieten. Nur in diesem Sinne dürfen wir also von Ruhekernen der Präspermatiden sprechen.

Andere Mitteilungen über die Präspermatidenruhekerne.

Bei Säugetieren und Vögeln.

Ihr Vorkommen zwischen den beiden Reifungsteilungen ist vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet von allerhöchster Bedeutung und trotzdem wird ihnen von seiten der meisten Untersucher nicht die geringste Beachtung geschenkt, ja eine ganze Anzahl von Forschern bestreitet das Vorkommen der Ruhekerne in den Präspermatiden vollkommen. Daß dazu aber keinerlei Berechtigung besteht, will ich im folgenden in Anbetracht der hohen Bedeutung, die diesem Gegenstand zukommt und mit Rücksichtnahme auf die unverdient geringe Beachtung, die er erfahren hat, etwas ausführlicher darlegen.

Der erste, der die Ruhekerne der Präspermatiden beschrieben hat, ist von Ebner. Schon in seiner ersten Arbeit über die Spermatogenese der Ratte (1871) weist er nach, daß die Spermato-

cyten oder wie er sich ausdrückt Henleschen Zellen zwei Teilungen rasch nacheinander durchmachen; zwischen beiden tritt eine Rekonstruktion des Kernes ein. Diese Erscheinung hält von Ebner für ganz selbstverständlich und betont sie deshalb auch nicht stärker, da ja die eigentlichen Vorgänge der Reifungsteilungen damals noch unbekannt waren und es also ganz einleuchtend erschien, daß auch nach der ersten Mitose der „Henleschen Zellen" wie nach jeder anderen Mitose eine Rekonstruktion des Kernes erfolgte. Auch in seiner späteren Abhandlung (1888) weist von Ebner auf die nämlichen Elemente hin und gibt wieder Abbildungen von ihnen (Abb. 10 h, 23 l. c.).

„Nach genauer Prüfung des sehr schwierigen Gegenstandes" am nämlichen Objekt schloß sich dann von Lenhossék (1898) der Ebnerschen Auffassung an, daß die Spermatocyten sich zweimal nacheinander teilen. „Der überzeugendste Beweis für ihre Richtigkeit liegt für mich in der Tatsache, daß man in der Nähe dieser Mitosen, namentlich der großen, oft auch eingesprengt zwischen ihnen eine spermatidenähnliche, ziemlich große besondere Zellform findet mit vollkommen ruhendem Kern (im Original nicht gesperrt gedruckt), die man auf keine andere Weise erklären kann, als indem man annimmt, daß sie die ruhende Zwischenform darstellt zwischen erster und zweiter, zwischen großer und kleiner Mitose." Lenhossék meint auch, man müsse diese Gebilde, wie es ja später durch Waldeyer tatsächlich geschah, als Spermatocyten zweiter Ordnung bezeichnen, zieht es aber vor sie, „da sie sich schon mehr dem Spermatidentypus anschließen" nach ihrem Entdecker „von Ebnersche Zellen" zu nennen. Unter dieser Bezeichnung tauchen die Ruhekerne der Präspermatiden in der Folgezeit da und dort in der Literatur auf, auch Waldeyer (1906) erwähnt sie in seinem zusammenfassenden Referat, desgleichen Schönfeld (1900/01), der die nämlichen Gebilde im Hoden von Bos taurus gefunden hatte. Regaud (1901) konnte die fraglichen Gebilde gleichfalls in großer Anzahl im Hoden der Ratte nachweisen, so daß über ihr Vorhandensein bei dieser Tierart, da es von drei Seiten (Ebner, Lenhossék, Regaud) bestätigt ist, wohl kein Zweifel bestehen kann. Weiterhin beschreibt sie Kirillow (1912) beim Pferd; er macht allerdings nur sehr kurze Angaben darüber, aus denen jedoch ganz deutlich zu ersehen ist, daß es sich um Ausbildung eines Ruhestadiums

handelt. Die meisten anderen Arbeiten, welche die Spermatogenese der Säugetiere behandeln, beschäftigen sich in erster Linie mit anderen Fragen und widmen deshalb der Feststellung der Präspermatidenruhekerne keinerlei Aufmerksamkeit. Doch konnte sie Benda (1902 a) in der Spermatogenese von Monotremen zweifellos nachweisen, er gibt auch Abbildungen von ihnen und folgende Beschreibung: „Der Kern geht aber in ein völliges Ruhestadium über und erhält einen Nucleolus und unregelmäßige Chromatinbrocken". Auch bei Marsupialiern fand Benda die nämlichen Gebilde. „Besonders ist das eingeschaltete Ruhestadium der Spermiocyten zweiter Ordnung (Ebnersche Zellen, Präspermatiden) auf das beste ausgeprägt." Desgleichen beschreibt sie Jordan (1912) im Hoden des Opossum (Didelphys virginiana).

Bei den verschiedensten Entenarten weist Schöneberg (1913) die Ausbildung von Ruhekernen in den Präspermatiden nach, die durch ihre außerordentlich kurze Lebensdauer ausgezeichnet sind. Weitere Mitteilungen über Vögel konnte ich in der Literatur nicht finden, doch konnte ich selbst die fraglichen Formen im Hoden der Dohle (Coläus monedula) gleichfalls erkennen. Ueber Reptilien fehlen diesbezügliche Mitteilungen, was wahrscheinlich darin seine Begründung hat, daß ihre Spermatogenese wie die der Sauropsiden überhaupt wohl hauptsächlich wegen der geringen Größe der Zellelemente nur äußerst selten zum Ausgangspunkt wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht wird. Anders verhält es sich mit den Amphibien und bei ihnen finden sich dementsprechend auch zahlreiche Angaben über die fraglichen Zellen.

Bei Amphibien.

Meves (1897) fand in der Spermatogenese von Salamandra maculosa, daß sich die zweite Reifungsteilung unmittelbar an die erste anschließt, ohne daß ein eigentliches Ruhestadium des Kernes durchlaufen wird; er gibt aber in Abbildung 71 (l. c.) ein Stadium der Präspermatiden wieder, bei welchem in 2 nebeneinanderliegenden Zellen die Kerne vollkommen ausgebildet sind. Allerdings sind in ihnen die durch Lininbrücken verbundenen Chromosomen deutlich als Einzelgebilde zu erkennen. Dagegen weist Janssens (1901) das fragliche Stadium bei Triton nach, allerdings nicht bei allen untersuchten Individuen in gleicher Ausbildung, sondern bei den

einzelnen Tieren ist das Undeutlichwerden der Chromosomen stärker, bei anderen weniger stark zu erkennen. Nach Ansicht des Autors ist die stärkere oder schwächere Ausbildung der von Ebnerschen Zellen bedingt durch die Schnelligkeit, mit der die beiden Reifungsteilungen aufeinander folgen und diese wieder steht in unmittelbarer Abhängigkeit von der Jahreszeit. Im Sommer nämlich, wenn sich die beiden Mitosen sehr rasch nacheinander abwickeln, bildet sich kein eigentlicher Ruhekern aus, im Anfang des Frühjahrs dagegen, wo die Entwicklungsvorgänge wesentlich langsamer vor sich gehen, kommt es stets zur Ausbildung richtiger Präspermatidenruhekerne, in welchen die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden eine so vollkommene ist, daß jeder Nachweis einzelner Chromosomen unmöglich wird. Beim Wiedererscheinen zeigen die Chromosomen dann die nämlichen Formen und Lageverhältnisse, wie nach den Telophasen der ersten Teilung, als deutlichen Beweis ihrer Kontinuität während der Zeit ihres Undeutlichwerdens.

Champy (1913) äußert sich über die fragliche Zellform wie folgt: „La première division de maturation peut être ou ne pas être suivi d'un intervalle de repos intercinétique plus ou moins marqué. L'existence et la longueur de ce repos sont contingentes. Non seulement, on observe d'espèce à espèce des variations à cet égard, mais on voit aussi des variations individuelles." Er bestätigt auch die Angaben von Janssens, daß das Ruhestadium im Vorfrühling besser zur Ausbildung kommt und länger dauert als im Sommer. Die Chromosomen der Telophasen der ersten Reifungsteilung verteilen sich im Kern, der Kernsaft färbt sich dunkler. Bei Salamandra und Triton kommt es jedoch zu keinem völligen Verschwinden der Chromosomen (mit Meves gegen Janssens), diese erfahren vielmehr bald wieder eine Verdichtung ihrer Substanz und rücken in die zweite Teilung ein, wo ihre Trennung in einem Längsspalt erfolgt, der schon vor der Ausbildung der Ruhekerne sichtbar war.

Anders bei den Anuren (Bombinator, Alytes, Rana); hier tritt eine völlige Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden ein, ja es treten sogar in einzelnen Fällen Nucleolen auf, so daß das Bild des Ruhekernes ein vollkommenes ist. Beim Beginn der zweiten Reifungsteilung erfolgt die Rekonstruktion der Chromosomen häufig nicht unmittelbar, sondern es bildet sich zunächst ein feiner kontinuierlicher, meist längsgespaltener Faden aus, der manchmal eine

Orientierung gegen die Sphäre, ähnlich wie im „Bukettstadium" zeigt. In den meisten Fällen ist der Längsspalt an ihm von der Zeit des Entstehens an zu erkennen. Im Gegensatz dazu bestreitet Levy (1915) die Ausbildung eines Ruhekernes bei Präspermatiden auf Grund seiner Untersuchungen an Rana esculenta und meint, Champy habe ganz junge Spermatocyten mit den fraglichen Gebilden verwechselt. Desgleichen betont King (1907) ausdrücklich, daß bei Bufo lentiginosus kein Ruhestadium zwischen die beiden Reifungsteilungen eingeschoben ist.

Beim Olm besteht, wie schon erwähnt, kein Zweifel über das Vorhandensein von Präspermatidenruhekernen; sie liegen in größeren und kleineren Gruppen zwischen den Gruppen der beiden Reifungsteilungen, meist mit ihnen in einer Ampulle vereinigt. Ausnahmsweise kann man auch in einer Cyste mit zweiten Reifungsteilungen noch einen oder den andern Kern im fraglichen Stadium vorfinden. Schon die topographische Lage im Hoden schließt hier also eine Verwechslung mit jungen Spermatocyten erster Ordnung aus, von den jüngsten Spermatiden unterscheidet sie gleichfalls die Lage und außerdem der recht bedeutende Größenunterschied der Kerne.

Bei wirbellosen Tieren.

Ueber die Spermatogenese der Fische finden sich keine Angaben in der Literatur[1]), dagegen geht aus einer ganzen Anzahl der Arbeiten über die Samenentwicklung der Evertebraten gleichfalls mit Deutlichkeit hervor, daß auch hier in einzelnen Fällen die Chromosomen der Telophasen der ersten Reifungsteilung nicht unmittelbar, sondern erst nach Einschaltung eines ruhekernähnlichen Stadiums in die zweite Teilung eintreten. So ist z. B. bei Gryllus domesticus nach den Angaben von Gutherz (1907) das interkinetische Ruhestadium vorhanden, allerdings sind hier die Chromosomen trotz der gut entwickelten Kernmembran immer noch deutlich als Einzelindividuen zu erkennen, es kommt also nicht zur Bildung eines Kernreticulums und deshalb bezeichnet Baumgärtner (1904) diesen Zustand recht treffend als „Semiresting Stage". Auch Buchner (1909) findet in der Spermatogenese von Orthopteren das fragliche Ruhestadium. Die Chromosomen lösen sich hier im Präspermatidenkern zu einem richtigen

[1]) Mit Ausnahme der weiter unten erwähnten Arbeit über Myxine.

Reticulum auf, in dem man allerdings leicht die dicken Einzelchromosomen, ja sogar ihren Längsspalt erkennen kann. Auch hier dauert aber der fragliche Zustand nicht lang an, die seitlichen Ausläufer werden bald wieder eingezogen und dadurch die völlige Rekonstruktion der Chromosomen bewirkt. Ganz ähnliche Verhältnisse schildert das Ehepaar Schreiner (1908 b) bei Myxine.

Auch Meves (1907) stellt in der Spermiogenese der Honigbiene ein derartiges Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen fest: „Der Kern ist meist etwas länglich, mit abgerundeten oder zugespitzten Enden, seine Kontur häufig eingebuchtet. Die Chromosomen, welche sich an einer Stelle des Kerninnern zu einem Komplex vereinigt hatten, scheinen in eine Art Gerüst übergegangen zu sein.“ Meves nimmt aber an, daß trotzdem die Doppelkugeln, welche die Chromosomen darstellen, während dieses Stadiums ihre Individualität bewahren, eine Auffassung, die sich mit seiner sonstigen Anschauung über die Kontinuität der Chromosomen nicht recht in Einklang bringen läßt. Weiterhin weist Arnold (1909) das Stadium bei Planaria nach.

Im Gegensatz dazu stehen aber die Mitteilungen einiger anderer Forscher, welche das Bestehen des fraglichen Ruhestadiums bei den von ihnen untersuchten Objekten aufs bestimmteste bestreiten, so besonders Rappéport (1917), welcher die Spermatogenese von Süßwassertricladen untersuchte, und Schleip (1907) auf Grund seiner Studien an Planarien. Für diese letztere Tierart gehen also die Ansichten wieder auseinander (Schleip-Arnold) und immer tritt dabei die Meinung hervor, die betreffenden Zellformen seien nichts anderes als junge Spermatocyten erster Ordnung, die wegen der Aehnlichkeit in Größe und Form zu Verwechslung führen könnten. Gegen diese Annahmen, die besonders von Rappéport, Schleip und Levy geäußert werden, können aber die Befunde bei Proteus, wo eine solche Verwechslung ausgeschlossen ist, angeführt werden, und vor allem die Mitteilungen von Meves über Apis mellifica, wo die besondere Form der Zellen und in erster Linie die Anwesenheit der in der ersten Reifungsteilung ausgestoßenen Knospen eine solche Verwechslung vollkommen unmöglich macht.

Zusammenfassung.

Diese Zusammenstellung, die nur einige Beispiele herausgreift, ein Eingehen auf die gesamte diesbezügliche Literatur würde zu

weit führen, zeigt nun folgendes: Bei den Säugetieren ist die Ausbildung eines Präspermatidenruhekernes Regel, alle Untersucher, die sich überhaupt mit der Frage beschäftigt haben, bestätigen ihr Vorkommen und zwar bei den verschiedensten Arten, so daß über die Allgemeingültigkeit des Vorhandenseins wohl kein Zweifel bestehen kann. Das nämliche dürfen wir wohl auch für die Vögel annehmen, wo die Angaben Schönebergs und meine Untersuchungen vollkommen übereinstimmen. Die Anwesenheit bei zwei so entfernten Arten (Ente und Dohle) läßt wohl auch hier den nämlichen Schluß zu wie bei Säugetieren, zumal er durch keinerlei andere Befunde widerlegt ist. Für die Reptilien fehlt es an entsprechenden Beobachtungen, ebenso für die Fische.

Bei den Amphibien ist das Stadium für die meisten Arten zweifellos nachgewiesen, nur für wenige wird seine Existenz bestritten. Dies mag damit zusammenhängen, daß, wie die Mitteilungen von Janssens und Champy über die verschieden lange Dauer in den einzelnen Jahreszeiten zeigen, der Nachweis der interkinetischen Ruhekerne hier vielfach vom Zufall abhängig ist. Die meisten Untersuchungen über die Reifungsteilungen der Amphibien werden ja an Sommerhoden ausgeführt, in denen die massenhaft vorhandenen Mitosen die Arbeit erleichtern. Aber gerade in ihnen dauert der fragliche Zustand nur sehr kurz und kann deshalb leicht übersehen werden bzw. er fehlt tatsächlich in dem einen oder anderen Einzelfall, da ja keineswegs alle Formen, welche der Kern der reifenden Geschlechtszelle während seiner Entwicklung durchläuft, in jeder Gonade gleichzeitig vorhanden sein müssen. Es gelingt vielmehr häufig erst nach Durchmusterung der Präparate von sehr zahlreichen Individuen das eine oder andere fehlende Stadium aufzufinden. Schon aus diesem Grunde ist es unbedingt notwendig, Untersuchungen über die Gonocytogenese nicht nur an einigen wenigen in einer bestimmten Jahreszeit erbeuteten Tieren auszuführen. In diesem Sinne sind wohl die Angaben von Meves bei Salamandra und besonders diejenigen von Champy und King zu erklären. Ganz ähnliche Verhältnisse dürften wohl auch bei den Evertebraten vorliegen, wiewohl hier die äußerst gründliche Bearbeitung, welche die Spermatogenese einzelner Species erfahren hat, die Möglichkeit des Fehlens der „Ebnerschen Zellen“ wahrscheinlicher erscheinen läßt. In vielen Fällen mag es hier sicherlich stets, so wie in den Sommerhoden der

Amphibien, nur zur ganz flüchtigen Ausbildung einer Kernmembran kommen, innerhalb derer die Chromosomen keinerlei Veränderungen erfahren.

Aus der obigen Zusammenstellung ergibt sich ja ohne weiteres, daß das interkinetische Ruhestadium in der Spermatogenese um so länger dauert und umso vollständiger ausgebildet ist, je höher die betreffende Art in der Tierreihe steht. Bei den Evertebraten ist es nur sehr kurz, es findet keine oder eine nur ganz unbedeutende Verteilung des Chromatins auf das Kerngerüst statt, bei Amphibien dauert es je nach der Jahreszeit länger oder kürzer und entsprechend seiner Dauer ist die Chromatinverteilung eine mehr oder weniger vollkommene, bei Vögeln oder Säugetieren kommt es stets zur völligen Ausbildung richtiger Ruhekerne. In der Oogenese ist etwas Aehnliches bisher noch nicht beschrieben, hier treten die Chromosomen vielmehr stets unmittelbar aus der Telophase der ersten in die Prophase der zweiten Reifungsteilung ein. In diesem Punkte besteht also ein grundlegender Unterschied zwischen der Entwicklung der Ei- und Samenzellen, auf den aber merkwürdigerweise noch von keiner Seite hingewiesen worden ist. Allerdings spielen sich ja die Reifungsteilungen an den Eiern der höheren Tiere sehr rasch nacheinander ab, und zwar bei den Warmblütern erst nach der Loslösung aus dem Ovar, wodurch die Beobachtung sehr wesentlich erschwert ist. Dies mag es auch erklären, daß sich in der Literatur nirgends eine lückenlose Beschreibung der Reifungsvorgänge des Säugetier- oder Vogeleies findet, es handelt sich vielmehr stets um die Aneinanderreihung von Einzelbildern, die mehr oder weniger entfernt liegende Stadien darstellen, wobei die Zwischenräume durch Analogieschlüsse auf Grund der an niederen Tieren gewonnenen Erfahrungen ausgefüllt werden. Diese sind allerdings derartig gefestigt und erstrecken sich zum Teil auf die unmittelbare Beobachtung der Vorgänge am lebenden Ei, so daß an ihrer Richtigkeit kein Zweifel bestehen kann.

Im Gegensatz dazu sind wir in der Spermatogenese niemals in der Lage, die Vorgänge direkt zu beobachten, sondern stets auf die Zusammenstellung der in Schnittbildern fixierter Hoden gefundenen Stadien angewiesen, und dieser Umstand mag mit zur Erklärung der Tatsache beitragen, daß die interkinetischen Kerne von einigen Forschern für Spermatocyten erster Ordnung gehalten werden. Wie dem aber auch sei, für einzelne Tierspezies, so be-

sonders Säugetiere, Vögel und zahlreiche Amphibien kann an der Existenz des interkinetischen Präspermatidenruhekernes kein Zweifel bestehen.

Das Reduktionsproblem.

In der neuesten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (1915) äußert sich Oskar Hertwig über die Ursachen der Reduktion folgendermaßen: „Der Reifungsprozeß besteht nun darin, daß die in einer Vierergruppe vereinigten Chromosomen auf 4 Zellen verteilt werden, von denen jede ein Chromosom erhält. Es geschieht dies durch zwei Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne daß der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht und ohne daß dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Chromosomen eintritt." Schon Boveri und Rückert haben darauf hingewiesen, daß durch eine solche Annahme nur die Herabsetzung der Chromatin m a s s e, nicht aber der Chromosomen z a h l erklärt wird. Die Halbierung der Chromatinmenge bedarf aber gar keiner besonderen Erklärung, ist sie doch ein Vorgang, den wir bei jeder somatischen Mitose beobachten können, wo in jede Tochterzelle zunächst nur die Hälfte der in der Mutterzelle vorhandenen Chromatinmenge gelangt. Ganz abgesehen davon ist aber die Hertwigsche Erklärung der Reduktion für die Samenzellen unzutreffend, denn sie berücksichtigt nicht die Tatsache, daß, wie ich eben an Hand der Literatur und auf Grund meiner eigenen Untersuchungen nachgewiesen habe, tatsächlich bei einer ganzen Reihe von Tieren die Präspermatiden zwischen den beiden Reifungsteilungen den bläschenförmigen Zustand des Kernes herstellen, sie läßt sich also nur auf die Eireifung anwenden. Bei der überaus großen Aehnlichkeit, welche die Reifungsvorgänge der Keimzellen in den beiden Geschlechtern zeigen und bei der hohen biologischen Bedeutung, welche diesen Vorgängen zukommt, müssen wir aber wohl annehmen, daß für die Ei- und Samenentwicklung trotz einiger unbedeutender äußerlichen Unterschiede die Reifungsvorgänge selbst, also auch die Ursachen, welche die Chromatinreduktion bedingen, die nämlichen sind. Daraus ergeben sich nun zwei Folgerungen:

1. Die Hertwigsche Erklärung der Reduktion kann, da sie für die Samenentwicklung nicht zutrifft, auch für die Eientwicklung keine Anwendung finden und

2. das interkinetische Ruhestadium der Präspermatiden in der Samenentwicklung stellt einen Vorgang dar, der auf die Reduktion selbst ohne jeden Einfluß ist.

Auf den ersten Blick mag es wohl den Anschein haben, als ob in diesen beiden Sätzen ein gewisser Widerspruch liege, dem ist jedoch nicht so. Was zunächst die Reduktion als solche betrifft, so ist sie ein Vorgang, der seine Begründung in der ganzen Physiologie der Geschlechtszelle hat und nicht in der Tatsache der raschen Aufeinanderfolge der Teilungen ohne zwischengeschobenes Ruhestadium. Er bewirkt die Halbierung der Chromosomenzahl, die dann nur durch die Befruchtung wieder auf die Normalzahl ergänzt werden kann, eine Halbierung der Chromatinmenge tritt ja, wie schon erwähnt, bei jeder Mitose ein und jede Zelle besitzt die Fähigkeit, die Chromatinmenge wieder auf das ihr zukommende Maß zu ergänzen. Aus welchen inneren Gründen sich aber die Vorgänge der Reduktion gerade in der bekannten Art und Weise abwickeln, wissen wir nicht, wir können es auch nicht vermuten, es ist eben eine Eigenschaft, die den Geschlechtszellen innewohnt, daß sie in zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen, die beide nicht unwesentlich von der Art der gewöhnlichen Mitosen abweichen, ihre Chromosomenzahl auf die Hälfte reduzieren. Ebensowenig kennen wir ja auch die Ursache dafür, warum im heranwachsenden Organismus von 2 Zellen, die aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind, sich jede in ganz anderer Richtung entwickelt und schließlich in ihren Nachkommen nicht nur verschiedene Funktionen, sondern auch ganz verschiedenen morphologischen Bau zeigt.

Andererseits sehen wir bei den rasch aufeinanderfolgenden Spermatogonienteilungen zu Beginn der Fortpflanzungsperiode gleichfalls die Telophasen einer Teilung unmittelbar in die Prophasen der nächsten übergehen, ohne daß sich in der Zwischenzeit ein deutliches Kernruhestadium ausbildet. Auch hier fehlt also das interkinetische Ruhestadium mehr oder weniger vollkommen, und trotzdem findet hier keine Reduktion der Chromosomenzahl, sondern nur während der letzten derartigen Mitosen eine ganz geringe Verminderung der Chromatinmenge statt, die sich dann während der Wachstumsperiode der Spermatocyten wieder auf die Norm ergänzt. Geradeso könnte ja auch zwischen und während der beiden Reifungsteilungen eine Ergänzung der Chromatinmenge auf den der betreffenden Art eigentümlichen Stand erfolgen, trotz ihrer

raschen Aufeinanderfolge, wenn die Geschlechtszellen eben dazu befähigt wären. Aber gerade in dieser besonderen Eigenschaft der Keimzellen liegt ja die Eigentümlichkeit des Reifungsvorganges und man wäre viel eher dazu berechtigt zu sagen: weil in der zweiten Teilung die numerische Reduktion erfolgt, darum ist eine Ergänzung der Chromatinmenge auf den Normalstand in der Interkinese überflüssig bzw. unmöglich. Die Hertwigsche Anschauung gibt übrigens auch keine Erklärung für die Reduktion als solche, sie schiebt die Erklärung lediglich um eine Etappe hinaus, denn wir fragen sofort, warum bleibt eben dann die interkinetische Chromatinvermehrung und die erneute Spaltung der Chromosomen aus. Die Ursache für die Reduktion läge dann nicht in den Reifungsteilungen selbst, sondern in den Stadien nach ihnen, denn da erfolgt ja die Ergänzung der Chromatinmenge auf die Norm.

Eine große Anzahl von Untersuchern, denen auch ich mich auf Grund der hier mitgeteilten Befunde anschließen muß, sehen ja in der ersten Reifungsteilung eine Aequationsteilung, die ganz ähnlich verläuft wie eine somatische Mitose, nur bleiben je 2 endweise konjugierte Chromosomenhälften beieinander liegen. Welchen Zweck haben aber alle die verwickelten Vorbereitungen auf diesen Vorgang, die sich in ihrer Art und Dauer so wesentlich von den Prophasen körperlicher Mitosen unterscheiden, wenn die Reduktion einfach, wie dies Hertwig, Brauer, Meves, Fick und andere annehmen, dadurch zustandekommt, daß die im Kern vorhandene Chromatinmasse sich in der Prophase der ersten Reifungsteilung in der halben Zahl von „Taktischen Verbänden" zusammenfindet? Zu einem solchen Vorgang bedürfte es wirklich nicht der verwickelten Vorbereitungen, er könnte sich im gleichen Rahmen wie jede körperliche Teilung abwickeln. Wie Meves (1907) ganz richtig betont, handelt es sich ja bei der Chromatinreduktion um 2 vollkommen, auch zeitlich voneinander getrennte Vorgänge: Herabsetzung der Chromosomenzahl und der Chromatinmasse. Die erstere wird im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzogen, wohingegen die Herabsetzung der Masse durch die beiden Reifungsteilungen erfolgt. Dem ersten der beiden Sätze, daß es sich um zwei getrennte Prozesse handelt, vermag ich ganz beizustimmen, besonders deshalb, weil die Herabsetzung der Masse des Chromatins für die Reduktion überhaupt ohne jede höhere Bedeutung ist. Schwankungen sehr beträchtlicher Art in der Chro-

matinmenge werden ja häufig genug in allen Körperzellen beobachtet, sie können durch die verschiedensten äußeren Umstände, so besonders die bessere und schlechtere Ernährung, bedingt sein, treten ja auch während der letzten Spermatogonienteilungen deutlich zutage. Dagegen halte ich den zweiten Meves schen Satz für unzutreffend, denn die Halbierung der Chromosomenzahl erfolgt nicht schon im Beginn der ersten Teilung, denn dort ist ja noch die Normalzahl der Chromosomen vorhanden, sondern erst durch die zweite Teilung, welche sich als echte Reduktionsteilung an der Normalzahl der Chromosomen vollzieht und ihre Halbierung bewirkt.

Die Frage der Chromosomenindividualität.

Was meinen zweiten Leitsatz betrifft, daß die Einschiebung des interkinetischen Ruhestadiums der Präspermatidenkerne ohne jeden Einfluß auf den Ablauf der Entwicklung, besonders der Reduktion als solcher ist, so muß ich bei seiner Erörterung auf die Frage der Individualität der Chromosomen zu sprechen kommen. Zunächst ist es wohl ganz klar und bedarf eigentlich keiner besonderen Erwähnung, daß ein Stadium wie das eben besprochene, das in die Reihe des einen von zwei, im übrigen sich vollkommen in gleicher Weise abspielenden und zu gleichen Endergebnissen führenden Entwicklungsvorgängen eingeschaltet ist, für den sinngemäßen Ablauf dieser Vorgänge ohne jede Bedeutung sein muß. Aus dieser Tatsache allein ergibt sich schon notwendigerweise die Folgerung, daß die Chromosomen, welche in die zweite Reifungsteilung eintreten, die nämlichen Gebilde und, wenn wir uns so ausdrücken wollen, Individuen sein müssen, die aus den Telophasen der ersten Reifungsteilung hervorgegangen sind, selbst wenn wir sie in den Ruhekernen, einzig und allein als Folge der mangelhaften uns zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden nicht unmittelbar anschaulich machen können. Rein morphologisch können wir die Kontinuität zwar nicht beweisen, sondern nur äußerst wahrscheinlich machen, denn in beiden Zeitpunkten stimmen die Chromosomen sowohl in Hinsicht auf ihre Zahl und Form, als auch auf die Lagerung vollkommen überein, es müssen also wohl auch die nämlichen Gebilde sein.

Diejenigen Autoren freilich, welche jegliche Individualität der Chromosomen bestreiten, können auch hier wieder sagen, daß die

Präspermatiden die Fähigkeit haben, die fraglichen taktischen Verbände in der gleichen Anordnung, Zahl und Form wieder zu bilden und ihnen gleichzeitig auch die Eigenschaft einzuverleiben, den unterbrochenen Entwicklungsgang in sinngemäßer Weise fortzusetzen. Dies wäre die letzte Folgerung, welche sich für die Verneinung der Chromosomenindividualität ergäbe, sie würde allerdings ein sehr hohes Maß von besonderen Fähigkeiten in den ganzen Kern verlegen. Merkwürdigerweise schrecken aber die Vertreter der fraglichen Anschauung vor einer solchen Durchführung ihrer Theorie bis zu den letzten Folgerungen zurück.

Wie schon erwähnt hat ja Meves (1907) die Spermatocytenteilungen der Honigbiene in äußerst eingehender und genauer Weise untersucht und ist dabei über das fragliche Stadium zu folgendem Ergebnis gelangt: Nach der ersten Reifungsteilung, die allerdings in besonderer Weise verläuft, was jedoch für die schwebende Frage ohne Bedeutung ist, vereinigen sich die Chromosomen an einer Stelle des Kerninnern zu einem „Komplex", sie „scheinen in eine Art von Gerüst übergegangen zu sein". Wie aus den beigegebenen Abbildungen (41 und 42, Tafel 23 l. c.) deutlich zu erkennen ist, läßt sich in diesem Gerüst beim besten Willen kein Chromatineinzelgebilde, das ein Chromosom darstellen könnte, nachweisen, es handelt sich also um die Ausbildung eines vollkommenen Ruhekernes. Sein Verhalten in der Prophase der zweiten Mitose wird nun wie folgt beschrieben: „Der Chromatinkomplex liegt zunächst neben der Halbspindel. Er zerlegt sich in unregelmäßig gespaltene Partikel, welche sich ihrerseits, soviel ich sehen kann, direkt zu den Doppelkugeln umwandeln, welche gegen Ende der Reifungsteilungen in die Bildung des Komplexes eingegangen waren. Demnach darf angenommen werden, was sich auf Grund der vorliegenden Bilder bezweifeln ließe, daß die Doppelkugeln zwischen den beiden Reifungsteilungen ihre Individualität bewahren" (im Original nicht gesperrt gedruckt).

In diesem Falle sollen also die Chromosomen während der Ausbildung des Kerngerüstes erhalten bleiben; Meves tritt hier selbst für die Individualität der Chromosomen, allerdings nur in diesem einen besondern Fall ein. Nur gebraucht er statt der üblichen Bezeichnungen die Ausdrücke „Doppelkugeln" und „Komplex im Kerninnern", was ja an der Tatsache an sich nicht das geringste ändert. Dieser Ausnahmefall, der Meves zum Abweichen von

seiner sonst so scharf verfochtenen Anschauung nötigt, zeigt deutlich genug, auf wie unsicheren Grundlagen die ganze Hypothese der „taktischen Verbände" ruht, denn eigentlich könnte man auch hier der Präspermatide die nämliche Fähigkeit zur Ausbildung einer bestimmten Anzahl von Chromosomen zuschreiben, wie jeder anderen Zelle. Allein hier liegen die Verhältnisse zu klar, wie auch bei Proteus und den anderen Objekten kann eben kein Zweifel darüber bestehen, daß die Chromosomen vor und nach dem Präspermatidenruhestadium die nämlichen Individuen sind, besonders da die Vorgänge in der Eireifung, bei der ja keine Unterbrechung der Entwicklung erfolgt, beweisen, daß dieses Stadium keine so hohe Bedeutung besitzen kann, wie sie die völlige Wiederauflösung und Neubildung der Chromosomen darstellen würde. Wenn eine solche erfolgte, dann wären ja alle die Grundlagen, welche durch die entsprechende Anordnung der Chromosomen für die zweite Reifungsteilung geschaffen sind, hinfällig, ja die ganze erste Teilung an sich überflüssig, denn wenn der Kern der Präspermatiden überhaupt die Fähigkeit besitzt, aus seiner strukturlosen bzw. keinerlei Chromosomen besitzenden Masse die für den normalen Ablauf der zweiten Teilung notwendigen Formationen in entsprechender Anordnung zu schaffen, dann wäre die erste Teilung überhaupt ohne jede Bedeutung, da ihre Erfolge ja in dem Ruhestadium durch die völlige Auflösung der Chromosomen zerstört würden.

Diejenigen Autoren, welche die Individualität der Chromosomen bestreiten, legen ja, was bisher merkwürdigerweise noch kaum betont wurde, dem Kerne viel höhere und verwickeltere Fähigkeiten zu als die Anhänger der Individualitätstheorie. Ueberall in der organischen Natur sehen wir bei der Vermehrung zwei Tochtergebilde aus einem Muttergebilde hervorgehen und überall erkennen wir die Kontinuität der strukturierten Masse. Der häufig herangezogene Vergleich mit der Entstehung von Kristallen trifft für den Kern, wie ja schon des öfteren betont wurde, nicht zu, denn wir kennen keine Substanz, bei der eine bestimmte Anzahl von Kristallen in einer Flüssigkeitsmenge aufgelöst, nach einiger Zeit wieder in der gleichen Anzahl, Größe und gegenseitigen Lage auskristallisiert wird. Dieser Fall wäre höchstens dann denkbar, wenn von jedem der ersten Kristalle noch ein kleiner Rest übrig geblieben wäre, auf den dann die erneute Kristallisation erfolgt, aber auch durch diesen Vorgang könnten die Größenverhältnisse nicht erklärt werden

Die fraglichen Reste wären aber dann die Chromosomenindividuen, auf die sich vor der Teilung das Chromatin konzentriert. Auch die bekannte Manövrierhypothese trifft für die Chromosomen nicht zu, denn auch bei ihr ist es immer ein bestimmtes Etwas, die Stäbe der Regimenter, welche die Bildung einer gleichen Anzahl von Formationen veranlaßt. Wäre der Vergleich mit Truppenverbänden richtig, dann müßten sich aus einer bestimmten Anzahl von Soldaten überhaupt stets nur eine bestimmte Anzahl von Formationen bilden lassen; daß dies nicht der Fall ist, hat dieser Krieg deutlich genug bewiesen; wie oft war nach einem Gefecht die Zahl der Formationen und ihre Stärke ganz anders als vorher und es ist auch nicht wahrscheinlich, daß nach dem jetzigen Zerfall der Armee bei ihrer hoffentlich in Bälde erfolgenden Neubildung genau die gleiche Anzahl von Formationen entstehen wird wie vorher. Da man sich aber bei der Frage der Chromosomenindividualität einmal in Gleichnissen zu bewegen pflegt, so sei es hier gestattet, einen weiteren Vergleich anzufügen, der allerdings ebenso wie die beiden anderen stark hinkt, aber vielleicht doch geeignet ist, die Verhältnisse in den Ruhekernen unserem Verständnis näherzubringen.

Denken wir uns ein Gewächshaus, zu welchem uns der Zutritt verwehrt ist, in welches wir also nur von außen her Einblick haben. Während des Winters erkennen wir in ihm eine bestimmte Anzahl, sagen wir 10 Baumstämme, die alle einem einzigen Wurzelstock angehören und ganz verschiedene Größe besitzen. Kahl und blattlos stehen sie da, weshalb uns ihre Zählung leicht gelingt. Zu Beginn des Frühjahrs sprossen nun aus den Stämmen nach allen Seiten Zweige, an ihnen bilden sich Blätter, das Laubwerk verflicht sich untereinander und mit dem der Nachbarbäume, so entsteht ein ganz dichtes Gebüsch, in dem die Stämme, da sie durch Blätter verdeckt sind, verschwinden. Blicken wir nunmehr in das Treibhaus, so sehen wir nur noch eine grüne Hecke, es gelingt uns aber nicht, festzustellen, aus wieviel Stämmen sie gebildet ist, der Eintritt in das Haus, der uns Klarheit verschaffen würde, ist ja verwehrt. Im Herbste nun fallen die Blätter ab und wieder stehen 10 Baumstämme, die einem Wurzelstock angehören, isoliert und kahl da; die Feststellung der Zahl gelingt nunmehr leicht und wir erkennen wieder, daß die Größenverhältnisse die gleichen geblieben sind, wie im Frühjahr vor dem Ausschlagen der Blätter. Jeder unbefangene Beobachter wird nun sofort sagen, es sind die gleichen Stämme,

die wir im Frühjahr und Herbst gesehen haben, selbst wenn wir sie im Sommer, als sie durch Laub verdeckt waren, nicht nachweisen konnten. Denkbar wäre es allerdings auch, und eine solche Annahme kann um so eher gemacht werden, je weniger wir die biologischen Verhältnisse der betreffenden Pflanzenart kennen, daß während des Sommers die ursprünglich vorhandenen Stämme zugrunde gingen und an ihrer Stelle 10 neue aus dem Wurzelstock emporwuchsen, welche nicht nur in Hinsicht auf die Zahl, sondern auch auf das gegenseitige Größenverhältnis und die Stellung zueinander den alten vollkommen gleichen. Wenn wir dann diesen Vorgang während vieler Jahre in genau der gleichen Weise beobachten können, dann dürfen wir schließen: der Wurzelstock der betreffenden Pflanze hat die Fähigkeit, alle Jahre Stämme von bestimmter Größe zu bilden, die auch alle Jahre im Sommer wieder zugrunde gehen und dann wieder neu gebildet werden, jedes Jahr in der gleichen Weise, ein Vorgang, der uns allerdings durch das dichte Laubwerk verdeckt wird. Solange uns ein Eintritt in das Gewächshaus während des Sommers und damit ein genaues Studium der sich unter dem Schutz der gebildeten Blätter vollziehenden Vorgänge versagt ist, vermögen wir nie mit Sicherheit zu entscheiden, welche von den beiden Möglichkeiten stattfindet, die Stammeserhaltungsmöglichkeit oder die Stammesneubildungsmöglichkeit. Welche von beiden mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat, brauche ich wohl nicht auseinanderzusetzen.

Aehnliche Verhältnisse sehen wir in der Zelle; hier gelingt der Nachweis der Chromosomen leicht während der Mitose, im zwischenliegenden Ruhestadium dagegen können wir die chromatischen Einzelgebilde nicht erkennen, da sie hier durch andere Kernstrukturen verdeckt sind. Dies ist jedoch nur die Folge der Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmethoden, die uns nicht gestatten, in den Bau der ruhenden Zelle einzudringen, aber auch nicht dazu berechtigen, der Zelle Eigenschaften zuzuschreiben, die nirgends im Tier- und Pflanzenreich auch nur im entferntesten ähnliche Vorgänge aufweisen. Viel einfacher und wegen der zahlreichen uns bekannten ähnlichen Vorgänge auch viel wahrscheinlicher ist dagegen die Annahme, daß die Chromosomen auch während des Ruhestadiums der Kerne erhalten bleiben, nur in einer für uns nicht nachweisbaren Form. Zur logischen Forderung wird dieser Schluß dann, wenn wir wie bei der Spermatogenese in eine kontinuierliche Entwicklungs-

reihe, deren Ablauf sich bei analogen Objekten, den Eizellen, ohne Unterbrechung verfolgen läßt, ein solches Ruhestadium eingeschoben finden, durch das die normale Abwicklung der Vorgänge nur für unsere Beobachtung unterbrochen, sonst aber in keiner Weise irgendwie beeinträchtigt wird. In solchen Fällen machen ja auch die schärfsten Gegner der Individualitätshypothese eine Ausnahme, weil sie eben dazu gezwungen sind, denn anderenfalls könnten sie keine irgendwie annehmbare Erklärung für diese Vorgänge finden bzw. sie müßten der reifenden Geschlechtszelle zuviel verschiedene geheimnisvolle Eigenschaften zuschreiben.

Das hauptsächlichste Hindernis für die allgemeine Anerkennung der Individualitätshypothese ist ja immer noch die althergebrachte Anschauung, welche den Begriff der Chromosomen untrennbar mit derjenigen Substanz verkettet, von der sie zunächst ihren Namen erhalten haben und die sich in bestimmten Zeiten auf sie konzentriert, sie dabei unserer Beobachtung besonders schön zugänglich macht, nämlich mit dem Chromatin. Diese Substanz selbst hat aber mit dem eigentlichen Chromosomen i n d i v i d u u m so gut wie nichts zu tun, in ihr dürfen wir auch nicht die fragliche Erbmasse erblicken. Wir müssen vielmehr daran festhalten, daß wir in den Chromosomen Gebilde zu erblicken haben, die wir, solange uns keine besseren Untersuchungsmittel zur Verfügung stehen, eben nur unter besonderen Verhältnissen anschaulich machen können. Dies ist jedoch kein Grund, ihre Existenz während der Kernstadien, in denen wir sie nicht unmittelbar anschaulich machen können, zu leugnen, geradesowenig wie wir die Existenz eines in Zedernholzöl gelegten Glasstabes leugnen können, nur aus dem Grunde, weil wir ihn nicht sehen. Schon B o v e r i hat sich in diesem Sinne geäußert (1901): „Was von dem Chromosom als selbständigem Gebilde übrig bleibt, ist für die Hypothese an und für sich gleichgültig. Es mag unser hypothetisches Individuum z. B. die färbbare Substanz völlig verlieren und sich erst bei der nächsten Teilung wieder mit ihr beladen. Ja es mag in gewissen Zellen nur ein mit unseren Mitteln gar nicht nachweisbares Teilchen von unserem Chromosom übrig bleiben, um als Bildungszentrum zur Entstehung der neuen Chromosomschleife Anlaß zu geben."

Im Gegensatz dazu ist allerdings F i c k (1905) der Ansicht, daß „man ein Ding, was sich vollständig umwandelt und für das Mikroskop eventuell unnachweisbar werdend verschwindet, auch

wenn es später wieder ‚in der alten Gestalt auftaucht', nicht für ein ‚selbständiges Lebewesen' einem Proto- oder gar Metazoon vergleichbar halten kann". In der konsequenten Durchführung dieser Ansicht wäre also die Individualität eines Lebewesens an dessen mikroskopische Nachweisbarkeit gebunden, eine Folgerung, mit der Fick selbst sicherlich nicht einverstanden ist. Können wir doch eine ganze Reihe von Lebewesen, so die Erreger des Flecktyphus, der Pocken und anderer Infektionskrankheiten auch heute mit den besten optischen Hilfsmitteln noch nicht nachweisen, und doch kann an ihrer Existenz kein Zweifel bestehen, da wir sie ja aus ihren Folgeerscheinungen, den Krankheiten die sie hervorrufen, deutlich genug kennen. Und warum sollten sich die Chromosomen nicht in den Ruhekernen auf die Größe eines solchen Filterpassers, die weit unterhalb der mikroskopischen Nachweisbarkeit gelegen ist, zurückbilden? Wie wir aus den Ergebnissen der bisherigen Untersuchungen ja deutlich genug wissen, unterliegen die Chromosomen in Hinsicht auf ihr Volumen ganz ungeheuren Schwankungen, ich erinnere nur an die Lampenzylinderputzer-Formen, die sich schließlich zu ganz dünnen feinen Faden umbilden und dabei nach den Berechnungen Rückerts ihren Inhalt von 7850 Kubikmykra auf 1½ Kubikmykra verringern. Und warum soll diese Verminderung der Masse sich nicht nach unten hin, über die Grenze des mikroskopisch Nachweisbaren fortsetzen?

Daß die Chromosomen selbst nicht das geringste zur Bildung der Ruhekerne beitragen und von einer ganzen Reihe von Kernstrukturen vollkommen unabhängig sind, beweisen uns deutlich Erscheinungen, auf die zuerst Blochmann (1886) und in allerneuester Zeit Buchner (1918) in einer äußerst gründlichen Arbeit aufmerksam gemacht hat. Es handelt sich um die Trophonuclei des Hymenoptereneies. Sie entstehen ohne direkte Anteilnahme des Eies im Plasma der Zelle, wahrscheinlich aus anfangs „nackt im Plasma liegenden Chromatingranulis". Um sie herum bildet sich Kernsaft, Membran und Kerngerüst, sie selbst werden die Nucleolen des Trophonucleus. Dieser gleicht im Bau ganz dem Eikern, enthält jedoch keine Chromosomen. Sonst wiederholen die akzessorischen Kerne die Arteigentümlichkeiten des betreffenden Eies stets auf das genaueste. Sie besitzen sogar die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Knospung oder direkte Teilung zu vermehren. „Zu indirekten Teilungen sind sie wohl

wegen des Mangels an Chromosomen nicht befähigt." Ihr Bestand ist auch kein dauernder, sie gehen vielmehr gegen Ende der Eiwachstumsperiode ausnahmslos zugrunde. Wie Buchner ganz richtig betont, sind es also nicht die Chromosomen, welche das Kernbild bedingen, sondern andere Substanzen, der Kernsaft, das Chromatin und das Linin. Diese drei Dinge sind also schon allein befähigt einen Kern zu formieren, der sogar eine ganze Reihe der dem Nucleus zukommenden physiologischen Verrichtungen übernehmen kann und nur nicht imstande ist, sich indirekt zu teilen und aus diesem Grunde auch nicht zu längerer Lebensdauer befähigt sein kann. Wären die Chromosomen wirklich nur „taktische Formationen", so müßten die Trophonuclei, die sich ja im mikroskopischen Bild nur durch ihre Größe, sonst aber in keiner Weise vom Ruhekern des Eies unterscheiden, auch die Fähigkeit besitzen, im gegebenen Fall die fraglichen taktischen Formationen in der für die betreffenden Spezies bezeichnenden Normalzahl zu bilden. Denn warum sollte gerade diese Eigenschaft bei der im übrigen völligen Uebereinstimmung im Bau und in der chemischen Zusammensetzung, soweit wir diese mittels der Färbereaktionen erkennen, fehlen?

Weil aber die Chromosomen aller Wahrscheinlichkeit nach Individuen sind, die ihrerseits nur wieder aus Chromosomen entstehen können, darum ist ihr Erscheinen in den Trophonuklei ausgeschlossen und eben die Tatsache des Fehlens der Chromosomen in den akzessorischen Kernen der Hymenopteren bildet eine weitere Stütze für die Individualitätslehre. In älteren Trophonuklei, welche unmittelbar vor dem Zerfall stehen, kann es zwar hie und da zu Vorgängen kommen, die ganz entfernt an mitosenähnliche Bilder erinnern. Es „bilden sich unter Umständen recht chromosomenähnliche, scharf abgesetzte Balken oder Stäbchen, die Kernkontur kann Zipfel treiben und das Liningerüst in diesen einen etwas strahlenden Eindruck machen". Allein dies alles sind Vorgänge, die wir bei der Degeneration jeder Zelle beobachten können, äußert sich der beginnende Zelltod doch stets entweder in einer Zerstäubung oder in einer mehr oder weniger deutlichen Verklumpung des Chromatins, die aber mit der Chromosomenbildung im Beginn einer Mitose nicht das geringste zu tun hat. Von dem eben erwähnten Standpunkt aus erscheint es auch unrichtig, in der Prophase einer Mitose von einer Chromosomen b i l d u n g zu reden, es handelt sich viel-

mehr nur um ein Wiedererkennbarwerden der fraglichen Gebilde für unsere Untersuchungsmethoden, das sicher zum größten Teil lediglich eine Folge der Konzentration der als Chromatin bezeichneten Substanz ist.

Die zweite Reifungsteilung.

Ueber die zweite Reifungsteilung kann ich mich nach allem Vorhergesagten kurz fassen. Sie vollzieht sich als echte Reduktionsteilung, also heterotypisch, und zwar werden die ursprünglich endweise vereinigten, in den Telophasen der ersten Reifungsteilung aber nebeneinander gelagerten Spalthälften zweier Chromosomen auf zwei Spermatiden verteilt. Durch die Tetradenbildung selbst war ja diese Verteilung schon vorbereitet worden. Aus dem interkinetischen Ruhestadium der Präspermatiden geht die Normalzahl der Chromosomen in gleicher Anordnung und Verteilung wie in den Telophasen der ersten Teilung hervor, an der Identität der Gebilde kann wohl kein Zweifel bestehen. Sehr deutlich ist jetzt die ungleiche Größe der konjugierten Chromosomen ersichtlich, indem die beiden Gebilde, welche nebeneinander liegen und durch die Mitose auf zwei verschiedene Hälften verteilt werden, oft sehr beträchtlich in ihrer Länge differieren.

Wie schon öfters betont wurde hat eben bei der Tetradenbildung eine Konjugation ungleicher Chromosomen stattgefunden und, wenn wir in der Größe einen gewissen Ausdruck der im Chromosoma enthaltenen Erbanlagen erblicken dürfen — ob wir dazu berechtigt sind oder nicht läßt sich nicht entscheiden —, dann dürfen wir auch schließen, daß die beiden konjugierten Chromosomen heterologe Gebilde sind. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu den an einigen anderen Objekten erhobenen Befunden, wo stets nur eine Konjugation gleich langer, also wahrscheinlich homologer Chromosomen stattfindet. Die Parallelkonjugation setzt ja eine solche gleiche Größe der vereinigten Chromatinfäden ohne weiteres voraus. Unter anderen vertritt auch Rabl (1915) auf Grund seiner Untersuchung an Ascaris megalocephala bivalens, die im übrigen mit dem hier Mitgeteilten vollkommen übereinstimmen, die Ansicht, daß jeweils gleichlange Chromosomen endweise konjugieren, was allerdings wundernehmen muß, da er kurz vorher auseinandersetzt, daß meist ein Chromosoma sich vor allen übrigen durch ganz besondere Länge auszeichnet. Rabl beschreibt zuerst

eine Art von Parallelkonjugation, während derer ein Austausch von Erbsubstanzen statthaben soll. Sie findet ganz im Anfang der Eireifung statt und führt zur Bildung einer synapsis-ähnlichen Zellform, aus der nach ganz kurzem Bestehen wieder die Chromosomennormalzahl hervorgeht. Meine Zweifel, ob es sich dabei um normale oder pathologische Bilder handelt, habe ich schon oben geäußert. Die 4 Chromosomen spalten sich dann nach Auflösung der Parallelkonjugation der Länge nach und bilden durch endweise Aneinanderlagerung typische Stäbchentetraden, deren Einzelelemente dann auf die 4 Spermatiden verteilt werden. Dabei nimmt Rabl an, daß durch die zweite Reifungsteilung die väterlichen und mütterlichen Chromosomen getrennt werden, ebenso die väterlichen und mütterlichen Plasmaeinschlüsse, so daß sich nur rein weibliche und rein männliche Spermatozoen, rein weibliche und rein männliche Eier bilden. Er rechnet dann mit der Möglichkeit, daß die männlichen Eier nur von männlichen Spermatozoen, die weiblichen dagegen nur von weiblichen befruchtet werden können und versucht auf diese Weise die Entstehung der Geschlechter zu erklären. Seine Annahme hat allerdings nur sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich, denn wie sollte bei einer derartig scharfen Trennung der elterlichen Eigenschaften nach Geschlechtern in den Keimzellen der F I-Generation die Uebertragung väterlicher Eigenschaften auf weibliche Individuen der F II-Generation und umgekehrt erklärt werden? Allerdings weist ja Rabl besonders darauf hin, wie ja auch in erster Linie die Untersuchungen von Held (1915) beweisen, daß die Vererbung nicht ausschließlich durch den Kern, sondern auch teilweise durch das Protoplasma stattfindet, wenn es aber wirklich zur Bildung rein männlicher und rein weiblicher Geschlechtszellen kommt, wie dies der Rablschen Anschauung entspricht und aus seinem Schema deutlich genug hervorgeht, dann sind in diesen auch nur gleichgeschlechtliche Protoplasmateile vorhanden. Im anderen Falle, wenn die geschlechtliche Verteilung nur auf die Chromosomen zuträfe, wären die Keimzellen doch nur „zwitterige Gebilde" und auch eine Verteilung der Chromosomen nach Geschlechtern wäre dann überflüssig.

Nehmen wir nun den einfachsten Fall der Mendelschen Vererbung an, z. B. den von Lang mitgeteilten, daß ein gebändertes Schneckenmännchen mit einem einfarbigen Weibchen

gepaart wird, dann bilden sich in den Keimdrüsen der F I-Generation männliche Eier und männliche Samenzellen, welche alle den Faktor gebändert enthalten müssen, da er ja vom Männchen stammt, und weibliche Eier und weibliche Samenzellen, welche andererseits durchwegs den Faktor einfarbig enthalten müssen, da er eben vom Weibchen abstammt. Da nun die männlichen Eier nur von männlichen Samenfäden befruchtet werden und nur zur Bildung männlicher Individuen führen können und umgekehrt, so müßten in der F II-Generation alle Männchen gebändert, alle Weibchen aber einfarbig sein. Wenn dann, wie dies der Wahrscheinlichkeitsrechnung und den Tatsachen entspricht, Männchen und Weibchen in gleicher Anzahl vorhanden sind, dann wären nur rezessive gebänderte Männchen und dominante einfarbige Weibchen vorhanden. Dies entspricht jedoch nicht den Tatsachen, denn ganz abgesehen davon, daß das Zahlenverhältnis in der F II-Generation für die beiden Eigenschaften 1 : 3 und nicht 1 : 1 ist, findet bei keiner der beiden Eigenschaften eine geschlechtsbegrenzte Vererbung statt. Die Rablsche Anschauung setzt aber unbedingt eine solche Vererbung voraus oder sie muß, wie schon dieses einfache Beispiel beweist, ihre Zuflucht zu Hilfshypothesen nehmen, nämlich zur Synapsis, in der der Austausch väterlicher und mütterlicher Substanzen erfolgt. Sobald aber ein solcher stattgefunden hat, können die Chromosomen und mit ihnen auch die sie enthaltenden Geschlechtszellen nicht mehr als rein männlich oder weiblich bezeichnet werden. Alle diese Erörterungen führen jedoch zu sehr ins Reich der reinen Spekulationen und entbehren größtenteils noch der sicherern morphologischen Grundlagen, weshalb ich hier nicht mehr näher auf sie eingehen will.

Beim Eintritt in die Aequatorialplatte der zweiten Reifungsteilung zeigen die Dyaden insoferne eine gewisse Verschiedenheit des Aussehens, als die längeren unter ihnen nebeneinander, die kürzeren aber hintereinander liegen. Allerdings läßt sich das letztere Verhalten in vielen Fällen nur schwer beweisen, nämlich dann, wenn beide Dyadenhälften fast punktförmige Gebilde darstellen. Eines der beiden Chromosomen zeigt ja bei der Hintereinanderlagerung stets kugelförmige oder wenigstens fast kugelförmige Gestalt. Besitzt eine der Hälften Hufeisenform, dann lagert die andere stets gegenüber der Konvexität der Krümmung; insofern läßt sich also in dem gegenseitigen Lageverhältnis der Chromosomen eine Gesetzmäßigkeit erkennen, die jedoch kaum von höherer theo-

retischer Bedeutung sein kann, sondern wohl mehr durch äußere Momente bedingt ist, indem sie die möglichst leichte und sichere Verteilung auf die Spermatiden gewährleistet.

Bei der Verteilung selbst waltet offenbar noch eine andere Gesetzmäßigkeit, deren Ursachen ich jedoch gleichfalls nicht ergründen konnte. Da nämlich jede Dyade mit ganz geringen Ausnahmen aus 2 an Größe oft sehr verschiedenen Chromosomen besteht, so könnte, falls die Verteilung auf die Tochterzellen vollkommen regellos erfolgt, der Fall eintreten, daß sich in der einen Spermatide alle großen, in der anderen alle kleinen Chromosomen vereinigen. Dies tritt jedoch niemals ein, denn wenn sich auch in den Chromatinmassen je zweier aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Spermatiden gewisse Unterschiede erkennen lassen, sie müssen ja auftreten, denn es sind z. B. in jeder Spermatide 3 U-förmig gebogene Stäbchen vorhanden, von denen 2 auf die eine, 1 auf die andere Tochterzelle gelangt, so ist doch die Gesamtchromatinmenge in allen Spermatiden gleich oder wenigstens fast gleich, zum mindesten legt die gleiche Kerngröße eine solche Annahme sehr nahe. Denn es ist nicht wahrscheinlich, obwohl es schließlich auch denkbar wäre, daß eine anfänglich vorhandene Verschiedenheit in der Menge der chromatischen Substanz durch entsprechendes ungleiches Wachstum wieder ausgeglichen würde. Demnach muß wohl ein gewisser Plan bei der Verteilung der Chromosomen obwalten, der das Zustandekommen zu großer Unterschiede verhindert.

In der Telophase rücken die Chromosomen wieder zusammen und zwar sehr stark, so daß jeder Tochterkern für kurze Zeit nur von einem einzigen verhältnismäßig kleinen Chromatinklumpen gebildet wird. Wir haben diese Erscheinung schon in den Spermatogonienteilungen und dann auch in der ersten Reifungsteilung beobachtet, sie nimmt von den großen Spermatogonien bis zu den Spermatiden progressiv an Stärke zu. Bei der verhältnismäßig großen Gleichmäßigkeit der Bilder, welche die verschiedensten Fixierungs- und Färbemethoden ergeben, erscheint es nicht wahrscheinlich, daß es sich dabei um ein Kunstprodukt handelt. Ich stelle mir vielmehr den Vorgang folgendermaßen vor: In der Telophase muß ein Augenblick kommen, in dem die Gewalt der Spindelfasern, die bis dahin die Orientierung der Chromosomen bewirkt haben, erlischt. Da in diesem Zeitpunkt aber noch kein Kerngerüst, keine Lininbrücken vorhanden sind, welche die gegenseitige Lage

der Chromosomen bestimmen, so unterliegen diese für kurze Zeit keinem richtenden Einfluß und folgen deshalb dem Zug der Oberflächenattraktion, d. h. sie ballen sich zusammen. Während dieses Zeitpunkts bilden sich dann die Lininbrücken, unter deren Zug und Druck das Auseinanderrücken der Chromosomen vor sich geht. Im Zeitpunkt der Verklumpung lassen sich ja auch keine richtenden Spindelfasern mehr nachweisen. Allerdings erklärt diese Annahme noch nicht die Tatsache der progressiven Verstärkung der Erscheinung während der Entwicklung.

Den umgekehrten Vorgang sehen wir ja auch häufig in der Prophase der Teilungen, wo nach dem Verschwinden der Kernmembran und dem Zerfall der Lininbrücken gleichfalls eine mehr oder weniger starke Zusammenballung der Chromosomen erfolgt, bis unter dem Einfluß der sich an ihnen anheftenden Spindelfasern ihre neue Orientierung bewirkt wird. Andererseits erkennen wir auch während der polaren Orientierung des Knäuels, wo sich zweifellos der richtende Einfluß der Sphäre geltend macht, keinerlei Lininbrücken im Kern; mit ihrem Auftreten verschwindet unter dem Einfluß ihres Zuges die polare Orientierung wieder. Es scheint also ein gewisses Wechselverhältnis zwischen Lininbrücken und Spindelfasern zu bestehen, beide bedingen das Lageverhältnis der Chromatinkomplexe und lösen sich in dieser Eigenschaft gegenseitig ab.

Die Kerne der Spermatiden bilden sich dann wieder in der gewohnten Weise aus und erfahren während dieser Zeit eine nicht unbedeutende Größenzunahme auf Kosten ihres Protoplasmaleibes.

Schlußbemerkungen.

In kurzen Sätzen lassen sich die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen über die Spermatogenese des Olmes folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die großen Spermatogonien befinden sich niemals im Ruhestadium, sondern wachsen stetig langsam weiter. Haben sie ihre endgültige Größe erlangt, so teilen sie sich auf indirektem Wege oder sie gehen zugrunde.

2. Direkte Teilungen der Spermatogonien kommen physiologischerweise nicht vor.

3. Zu Beginn der Geschlechtsperiode teilen sich die Spermatogonien 6- oder 7mal sehr rasch nacheinander, das Endergebnis dieser Teilungen sind die Spermatocyten.

4. In den jungen Spermatocyten bildet sich ein netzähnliches Chromatingerüst aus; aus diesem entsteht zu Ende der Wachstumsperiode ein kontinuierlicher Knäuel.

5. Dieser erfährt eine polare Orientierung, während deren Ausbildung und Bestehen die Kontinuität des Knäuels gewahrt bleibt, es findet auch kein unmittelbar zu beobachtender Austritt von Substanzen irgendwelcher Art aus dem Kern in das Plasma statt, dagegen erfolgt unter Bildung seitlicher Ausläufer die Abgabe von Chromatin in den Kernsaft.

6. Die polare Orientierung erfolgt unter dem Einfluß der Sphäre, durch gegenseitige Lageveränderung der Einzelteile des Fadens und durch Konzentration des Chromatins.

7. Nach dem Abschmelzen der seitlichen Ausläufer und dem Verschwinden der polaren Orientierung spaltet sich der Faden der Länge nach und teilt sich darauf in die Normalzahl von 18 Einzelchromosomen.

8. Von den 18 längsgespaltenen Einzelchromosomen konjugieren je 2 endweise miteinander, so daß es zur Bildung von 9 Stäbchentetraden kommt. Die Reduktion erfolgt also nach dem Schema $\frac{a\ b,}{a\ b}$ wobei $\frac{a}{a}$ und $\frac{b}{b}$ je ein längsgespaltenes Chromosoma darstellt.

9. Die Kontinuität der Chromosomen wird in den Spermatiden nicht unterbrochen, es ist jedoch wegen des zwischengeschobenen Spiremstadiums nicht möglich, die Chromosomen der ersten Reifungsteilung unmittelbar auf die Chromosomen der Telophasen der letzten Spermatogonienteilungen zurückzuführen.

10. Die erste Reifungsteilung ist homöotypisch, äquationell.

11. In den Präspermatiden kommt es zur Ausbildung eines Ruhekernes.

12. Die zweite Reifungsteilung ist heterotypisch, reduktionell.

Leipzig, im Februar 1919.

Erwähnte Arbeiten.

Arnold, G. 1908. The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of hydrophilus piceus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.

Derselbe. 1909. The porphase in the ovigenesis and the spermatogenesis of Planaria lactea. O. F. M. (Dendrocoeleum lacteum. Frenst). Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.

Baehr, W. B. von. 1908. Ueber die Bildung der Sexualzellen bei Aphididae. Zool. Anz. Bd. 33.

Derselbe. 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.

Benda, C. 1886. Ueber die Spermatogenese der Säugetiere. Arch. f. Anat. und Physiol.

Derselbe. 1893. Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhodens. Verhandl. d. Anat. Ges.

Derselbe. 1906 a. Die Spermiogenese der Monotremen. Semon. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel Bd. 3.

Derselbe. 1906 b. Die Spermiogenese der Marsupialier. Ebenda.

Beneden, E., van. 1883. Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation et la division cellulaire. Gand.

Blochmann, F. 1886 a. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift der naturh.-med. Ver. zu Heidelberg zur Feier des 500 jährigen Bestehens d. Rupertus-Carola Heidelberg.

Derselbe. 1886 b. Ueber die Eireifung bei Insekten. Biologisches Zentralblatt. Bd. 6.

Bonnevie, K. 1905. Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos Oestergreni. Anat. Anz. Bd. 26.

Derselbe. 1906. Untersuchungen über Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos Oestergreni. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 41.

Born, G. 1892. Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz. Bd. 7.

Derselbe. 1894. Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.

Boveri, Th. 1892. Befruchtung. In Merkel und Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Derselbe. 1888. Zellstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Askaris megalocephala. Jena.

Derselbe. 1901. Merogonie (G. Delage) und Ephobogenesis (B. Rawitz) neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. Bd. 19.

Buchner, P. 1909. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.

Derselbe. 1910. Ueber die Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Ebenda Bd. 5.

Derselbe. 1918. Vergleichende Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91.

Calkins, M. G. 1895. The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. Bd. 11.

Carnoy, J. W. et Lebrun, H. 1897—1903. La Cytodiérèse de l'oeuf. La Cellule.

Champy, Ch. 1913. La Spermatogénèse des Batrachiens. Arch. Zool. expérimentel Bd. 52.

Della Valle, P. 1907. Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Contributo alla conoscensa della tetradi. Atti d. R. Acad. sc. fis. e mat. di Napoli Bd. 23.

Ebner, V., von. 1871. Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden. Pallets Untersuchungen aus dem Institut für Histologie und Physiologie in Graz.

Derselbe. 1888. Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31.

Eisen, G. A. 1900 a. Spermatogenesis in Batrachoseps. Biol. Bull. Bd. 1.

Derselbe. 1900 b. Spermatogenesis in Batrachoseps. Journ. of Morphol. Bd. 17.

Farmer, B. J. and Moore, J. 1895. On the essential similarities Existing between the heterotyp divisions in animals and plants. Anat. Anz. Bd. 11.

Fick, R. 1903. Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolottleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.

Derselbe. 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Suppl.

Derselbe. 1907. Vererbungsfragen, Reduktion und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 16.

Derselbe. 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Flemming, W. 1887. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.

Derselbe. 1888. Die Spermatogenese bei Salamandra maculosa. Ebenda Bd. 30.

Derselbe. 1891. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle II. Ebenda Bd. 33.

Derselbe. 1895. Ueber die Wirkung von Chromosmium-Essigsäure auf Zellkerne. Ebenda Bd. 45.

Foot, K. and Strobell, P. Ch. 1902. The Spermatocoa of Allolobophora foetida. Americ. Journ. Bd. I.

Dieselben. 1907. A Study of chromosomes in the spermatogenesis of Anasa tristis. Ibidem Bd. 7.

Dieselben. 1913. A Study of chromosomes and chromatin nucleoli in Euschistus crassus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.

Goldschmidt, R. 1902. Untersuchung über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

Derselbe. 1908 a. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Derselbe. 1908 b. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss und der Primärtypus der Reduktion. Ebenda Bd. II.

Grégoire, V. 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule Bd. 21.

Derselbe. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Ebenda Bd. 22.

Derselbe. 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes II. L'unité essentielle du processus méiotique. Ebenda Bd. 26.

Gurwitsch, A. 1911. Untersuchungen über den zeitlichen Faktor der Zellteilungen II. Mitteilung über das Wesen und das Vorkommen der Determination der Zellteilung. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 32.

Gutherz, S. 1906. Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.

Derselbe. 1911. Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin.

Haecker, V. 1892. Die Eibildung bei Cycolps und Canthocampus. Zool. Jahrb. Bd. 5.

Derselbe. 1895. Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops brevicornis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.

Derselbe. 1900. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz. Bd. 17.

Derselbe. 1908. Ueber die Vierergruppen der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Verhandl. d. Zool. Ges.

Hartmann, M. 1910. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden (Trichonympha Hertwigi n. sp.). Festschr f. Richard Hertwig Bd. I.

Held, H. 1917. Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von Askaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 89.

Heidenhain, M. 1900. Ueber die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus. Anat. Anz. Bd. 18.

Derselbe. 1907. Plasma und Zelle. In Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena.

Henking, H. 1890—1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Pieris. II. Pyrrhocoris (Spermatogenese und Oogenese). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49 und 51.

Hermann, F. 1889. Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.

Derselbe. 1891. Beiträge zur Lehre der Entstehung der Karyokinetischen Spindel. Ebenda Bd. 37.

Hertwig, O. 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.

Derselbe. 1915. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 11. Auflage Jena.

Janssens, F. A. 1901. La Spermatogénèse chez le Triton. La Cellule Bd. 19.

Derselbe. 1902. Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikalischer Tätigkeit in der Zelle. Anat. Anz. Bd. 21.

Derselbe. 1905. L'evolution des auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule Bd. 21.

Derselbe et Dumez, R. 1903. L'élèment nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Pletodon cinereus. Ebenda Bd. 20.

Jordan, E. O. 1912. The spermatogenesis of the Opossum (Didelphys virginiana) with special reference to the accessory chromosomes and the Chondriosomes. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.

Jörgensen. 1910. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschr. f. R. Hertwig Bd. I.

Kammerer, P. 1912. Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 33.

Kemnitz, G. von. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae (Brachycoelium crassicolle. Rud.). Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.

King, H. D. 1907. The spermatogenesis of bufo lentiginosus. Americ. Journ. of Anat. Bd. 7.

Kingsbury, B. F. 1902. The spermatogenesis of Desmognathus fuscus. Americ. Journ. of Anat. Bd. I.

Kirillow, S. 1912. Die Spermiogenese beim Pferde I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79.

Korschelt, E. 1895. Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.

Derselbe und Heider. 1903—1909. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus De Geer. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Lenhossék, M. von. 1898. Untersuchungen über die Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51.

Levy, F. 1914. Studien zur Zeugungslehre III. Kurze Bemerkungen über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese, Ovogenese und Befruchtung des Distomum sp. (Distomum turgitum Brandes?) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84.

Derselbe. 1915. Studien zur Zeugungslehre IV. Ueber die Chromatinverhältnisse in der Spermatocytogenese von Rana esculenta. Ebenda Bd. 86.

Lerat, P. 1905. Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cycolps strenuus. La Cellule Bd. 22.
Lubosch, W. 1902. Ueber die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.
Derselbe. 1913. Ueber die Eireifung der Metazoen. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 21. Wiesbaden 1914.
Mc. Gregor, I. H. 1899. The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morph. Bd. 15.
Marcus, H. 1906. Ei und Samenreife bei Askaris canis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
Derselbe. 1908. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. Ebenda Bd. 71.
Maréchal, J. 1907. Sur l'ovogénèse de Sélaciens et de quelques autres Chordates. La Cellule Bd. 24.
Matscheck, H. 1909. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 34.
Derselbe. 1910. Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.
Meves, F. 1897. Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
Derselbe. 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Ebenda Bd. 70.
Derselbe. 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.
Derselbe. 1911. Chromosomenlängen bei Salamandra, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77.
Derselbe und Duesberg. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. Ebenda Bd. 71.
Montgomery. 1898. The Spermatogenesis up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Bd. 12.
Derselbe. 1899. Chromatinreduction in the Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22.
Montgomery, T. H. 1903. The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance. Biol. Bull. Bd. 4 (und a. a. O.).
Nicolas. 1892 a. Les spermatogonies chez la salamandre d'hiver. Contes R. de la Soc. de Biol. Paris.
Derselbe, 1892 b. Les Sphérès attractictives et le fusau achromatique dans le testicule adulte, dans la glande génitale et le rein embryonnaire de la salamandre. Ebenda.
Nußbaum, M. 1906. Ueber den Einfluß der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
Paulmier, F. C. 1898. Chromatinreduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. 14.

Derselbe. 1899. The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morph. Bd. 15. Suppl.
Platner. 1885. Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25.
Derselbe. 1889. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. V. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. Ebenda Bd. 33.
Popoff, M. 1908. Ueber das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Zentralblatt Bd. 28
Rabl, C. 1885. Ueber Zellteilungen. Morph. Jahrb. Bd. 18.
Derselbe. 1915. Eduard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 88.
Rappéport, T. 1917. Zur Spermatogenese der Süßwasser-Tricladen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14.
Rath, O. von. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40.
Derselbe. 1893. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.
Derselbe. 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
Rawitz. 1895 a. Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
Derselbe. 1895 b. Ueber den Einfluß der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstrukturen. Anat. Anz. Bd. 10.
Regaud, Cl. 1899. Sur la morphologie de la cellule de sertoli et sur son rûle dans la Spermatogénèse des Mammifères. C. R. Ass. d. Anat. Paris. u. a. a. O.
Derselbe. 1901. Etudes sur la strukture des tubes séminifères et sur la spérmatogénèse chez les Mammifères. Arch. d'Anat. micr. Bd. 4.
Rückert, J. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7.
Derselbe. 1893. Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte Bd. 4.
Derselbe. 1894. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 3.
Derselbe. 1896. Nochmals zur Reduktionsfrage. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47.
Schiller, J. 1908. Ueber künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei Cyklops. Zool. Anz. Bd. 32.
Derselbe. 1909. Ueber künstliche Erzeugung „primitiver" Kernteilungsformen bei Cyklops. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.
Schleip, W. 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Bd. 24.
Schmidt, V. 1904. Studien über Ovogenese I. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anat. Hefte Bd. 27.
Schöneberg, K. 1913. Die Samenbildung bei den Enten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83.

Schoenfeld, H. 1900. La Spermatogénèse chez le Taureau. Bibl. Anat. Bd. 17.

Derselbe. 1901. La Spermatogénèse chez le Taureau. Communication préliminaire. Arch. de Biol. Bd. 18.

Derselbe. 1901. La Spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en générale. Ibidem.

Schreibers, C. von. 1801. A Historical and Anatomical description of a doubtful Amphibious Animal of Germany called by Laurenti Proteus anguinus. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Part. II.

Derselbe. 1819. Proteus anguinus. Viennae.

Derselbe. 1819. Journal de Phys. Bd. 88.

Schreiner, A. und K. E. 1904. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz. Bd. 24.

Dieselben. 1905. Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. de Biol. Bd. 21.

Dieselben. 1906 a. Neue Studien über die Chromatinreifungen der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Laur), Spinax niger (Borap) und Myxine glutinosa (L). Arch. de Biol. Bd. 22.

Dieselben. 1906 b. Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Dieselben. 1906 c. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophryotrocha puerilis. Arch. de Biol. Bd. 22.

Dieselben. 1906 d. Neue Studien usw. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophryotrocha puerilis. Anat. Anz. Bd. 29.

Dieselben. 1906 e. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris Onisciformis. Arch. de Biol. Bd. 22.

Dieselben. 1907. Neue Studien usw. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos Oestergreni Bonn. Vid selsk Skr.

Dieselben. 1908 a. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Vid. selsk. Skr.

Dieselben. 1908 b. Zur Spermienbildung der Myxinoiden. (Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Mxyine glutinosa). Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.

Starke, J. 1895. Ueber Fettgranula und eine neue Eigenschaft des Osmium tetraoxydes. Du Bois-Reymonds. Arch. f. Physiol.

Stevens. 1905. Studies in Spermatogenesis. I. With a special reference to the „Accessory chromosome". Carnegie Inst. Publ. u. a. a. O.

Stieve, H. 1913. Zur Oogenese des Haushuhnes. Sitzungsberichte der Ges. f. Morphol. u. Physiol. München.

Derselbe. 1918 a. Ueber experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (Gallus domesticus). Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44.

Derselbe. 1918 b. Die Spermatogenese des Grottenolmes. Anat. Anz. Bd. 51.

Derselbe. 1918 c. Die Entwicklung der Eierstockeies der Dohle (Colaeus monedula). Ein Beitrag zur Frage nach den physiologischerweise im Ovar stattfindenden Rückbildungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92.

Derselbe. 1919. Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzung des Grottenolmes (Proteus anguineus Laur.). Anat. Hefte Bd. 56.

Strasburger. 1900. Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreich. Jena.

Tretjakoff, D. 1904. Die Spermatogenese bei Askaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55.

Vejdowsky. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag.

Derselbe. 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Prag. (Kgl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch.)

Waldeyer, W. 1906. Die Geschlechtszellen. In Oskar Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.

Wassermann, F. 1913. Die Oogenese von Zoogonus mirus. Lss. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83.

Winiwarter, H., von. 1899. Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du lapin. Arch. de Biol. Bd. 16.

Derselbe. 1900. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovair des mammifères (Lapin et Homme). Ibidem Bd. 17.

Derselbe und Sainmont. 1909. Nouvelles Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat) Chapitre IV. Ibidem Bd. 24.

Dieselben. 1912. Nouvelles recherches etc. (Extrait des Archives de Biol. t. 24 1908—09) Liège.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1—6 wurden von Frl. Berta Neresheimer in München hergestellt, alle übrigen Abbildungen von mir selbst. Die Schnittdicke der den Abbildungen zugrunde liegenden Präparate betrug, soweit nicht ausdrücklich anderes bemerkt, 10 μ.

Vergrößerung Abb. 1—6 Leitz Objektiv 5, Okular 0, Tubuslänge 160 mm, Zeichentisch in der Höhe des Objekttisches.

Abb. 7—125 Vergrößerung Zeiß homogene Immersion 2 mm. Num. Apertur. 1,30, Compens. Okular 8, Zeichentisch 4 cm höher als der Objekttisch. Alle Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen.

Tafel VI.

1. Längsschnitt durch eine Samenampulle während der Vermehrungsperiode. In ihrem Inneren mehrere Cysten, zwischen diesen weite Lymph-

spalten. Alle Spermatogonien einer Cyste im gleichen Stadium der Mitose. Im Grunde der Ampulle Restspermatogonien. Granula in den Cystenzellen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

2. Querschnitt durch die oberflächlichen Teile einer Ampulle unmittelbar vor der Ausstoßung der Spermatozoen. Weites umgebendes Blutgefäßnetz. Spermatozoenbündel in typischer Lagerung zu den Cystenzellen, deren Leib von Fadenstrukturen durchsetzt ist. Ampullenzellen ganz plattgedrückt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

3. Querschnitt durch eine Ampulle kurze Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Cystenzellen deutlich gegen einander abgegrenzt, in ihrem Inneren an einzelnen Stellen noch zusammengerollte Spermatozoen. Der Leib der Cystenzellen mit Granulis erfüllt, an vereinzelten Stellen zugrunde gehende Zellen mit gelb gefärbten Kernleichen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

4. Querschnitt durch eine Ampulle längere Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Cystenzellen wie bei Abbildung 3, ihr Protoplasma zum Teil vakuolisiert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

5. Querschnitt durch eine Samenampulle kurze Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Die Cystenzellen mit osmierten Granulis mehr oder weniger stark gefüllt, auch in den Ampullenzellen zahlreiche Granula. Einige Kerne der Cystenzellen in fettiger Degernation begriffen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

6. Querschnitt durch eine Ampulle längere Zeit nach Ausstoßung der Spermatozoen. Alle Cystenzellen mit osmierten Granulis vollgepfropft, so daß keine Einzelheiten mehr zu erkennen sind. In den Ampullenzellen nur spärliche osmierte Granula. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel VII.

7. Einzeln in den Lücken des Bindegewebes liegende Zelle, sehr schmaler Protoplasmaleib, feines Chromatingerüst. Fix. Subl. Eisessig, Dreifach färbung nach Flemming.

8. Einzelliegende Zelle mit sehr chromatinreichem Kern, großem Protoplasmaleib, halbmondförmiger Sphäre und deutlich erkennbarem Centriol. Fix. Subl. Eisessig. Hämatoxylin Heidenhain.

9. Gruppe von Spermatogonien oder indifferenten Zellen. Zellgrenzen nicht deutlich erkennbar. Fix. Subl. Eisessig. Hämatoxylin Heidenhain.

10. Große Spermatogonien, Centriol deutlich erkennbar, Zone nicht darstellbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

11. Große Spermatogonie aus einem Ruhehoden mit echten Nukleolen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Ehrlich-Biondi-Haidenhein.

12. Restspermatogonie aus einem Hoden im Höhepunkt der Geschlechtstätigkeit. Im sehr chromatinreichen Kern ein Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig. Haematoxylin Heidenhain.

13. Große Spermatogonie eines Ruhehodens mit auffallend großem Protoplasmaleib. Fix. Subl. Eisessig. Safranin-Lichtgrün.

14. Große Spermatogonie in einem Ruhehoden ½ mm von der Oberfläche des Organes entfernt gelegen. Kern von osmierten Gerinnseln ausgefüllt. Nur einige größere Chromatinbrocken erkennbar. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

15. Große Spermatogonie aus dem nämlichen Hoden wie 14, 1 mm von der Oberfläche des Organes entfernt. Beginn der Spirembildung, 2 große Chromatinklumpen. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

16. Große Spermatogonie aus einem Ruhehoden, Verteilung des Chromatins auf das Kerngerüst, das als Folge der Osmiumsäurewirkung etwas undeutlich erscheint. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

17—38. Spermatogonien.

17—30. Große Spermatogonien.

17. Weitere Bildung des Spirems, Chromatinvermehrung, Verschwinden des Liningerüstes. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

18. Ausgebildetes Spirem, das Liningerüst des Kernes nicht erkennbar. Die körnige Zone legt sich dem Kern halbmondförmig an. Centriol nicht dargestellt. Die Zelle liegt gut 1 mm von der Oberfläche des Organes entfernt. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

19. Ausgebildetes Monospirem, die Zelle liegt unmittelbar unter der Oberfläche des Hodens. Der sehr lange Faden erscheint äußerst dünn, sonst keinerlei Kernstruktur erkennbar. Die Zelle entstammt dem nämlichen Hoden wie die in Abbildung 20 und 21 wiedergegebenen. Fix. Flemming Hämatoxylin Heidenhain.

20. Monospirem, nur der Kern ausgezeichnet, Größe des Protoplasmaleibes angedeutet. Der Faden scheint aus einzelnen, quergestellten Stäbchen oder Scheiben zu bestehen (Folge der Fixierung?). Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

21. Monospirem. Der Faden zeigt eine gewisse Orientierung gegen das Polfeld zu. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

22. Zerfall des Spirem in 18 einzelne Chromosomen. Im Plasma Strahlung angedeutet, Centriol nicht dargestellt. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

23. Zerfall des Spirems in die Chromosomen. Aus 3 Schnitten rekonstruiert und etwas schematisiert. Fix. Flemming, Safranin.

24. Verteilung der Chromosomen in der ganzen Zelle, Kernmembran zerfallen, Chromosomenzahl 18, Centriol nicht gezeichnet, Strahlenfigur angedeutet. (Rekonstruiert aus 3 Schnitten.) Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel VIII.

25. Prophase der Teilung, Zusammenziehung der Chromosomen, Centriol und Strahlenfigur deutlich erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

26. Spindel in der Seitenansicht, Längsspalt der Chromosomen deutlich erkennbar. Fix. Subl. konzentriert, Dreifachfärbung nach Flemming.

27. Aequatorialplatte in der Seitenansicht, die beiden Spalthälften der Chromosomen voneinander abgerückt. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

28. Aequatorialplatte in Polansicht aus dem noch ruhenden Teil eines Hodens zu Beginn der Fortpflanzungszeit, 36 Chromosomen, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

29. Aequatorialplatte in Polansicht, 36 Chromosomen, die sich zum Teil gegenseitig überdecken. Rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

30. Aequatorialplatte in Polansicht. Alle Chromosomen in einem 15 μ dicken Schnitt, 36 an der Zahl, zum Teil sich verdeckend. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming. (Die verschiedene Dicke der Chromosomen in Abbildung 28, 29 und 30 beruht zum Teil sicherlich auf dem Einfluß der verschiedenen Fixierungsmittel.)

31. Kleine Spermatogonie aus dem nämlichen Hoden wie Abbildung 28. Aequatorialplatte in Polansicht, 36 Chromosomen, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

32. Kleine Spermatogonie, Aequatorialplatte in Polansicht aus dem nämlichen Hoden wie Abbildung 29, rekonstruiert aus 2 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

33. Große Spermatogonie eines Ruhehodens in Diakinese, Chromosomen locker gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

34. Tochterstern einer kleinen Spermatogonie in Polansicht vor dem Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

35. Große Spermatogonie, Tochtersterne in Seitenansicht. Zusammenrücken der Chromosomen, Polfeld gut erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

36. Große Spermatogonie, Tochterstern in Polansicht, starkes Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

37. Auflockerung der Chromosomen, zentrale Lagerung des Kernes, Abschnürung der Tochterzellen, Zwischenkörperbildung. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

38. Ausbildung der Tochterkerne, Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel IX.

39. Jüngste Spermatocyte, Chromatin in dicken Balken gelagert, Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

40—68. Spermatocyten.

40. Jüngste Spermatocyte wie Abb. 39. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

41. Etwas ältere Spermatocyte aus den tiefen Schichten des Hodens. Fix. Flemming, Safranin Lichtgrün.

42. Feines, chromatisches Netzwerk, Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

43. Spermatocyte gegen Ende der Wachstumsperiode, zeigt den nämichen Bau wie Abbildung 42. Chromatin läßt anscheinend netzigen Bau erkennen, das ganze Kerngerüst besteht ausschließlich aus Basichromatin, ein chromatischer Nucleolus, keine Lininfäden. Fix. Subl. Eisessig, Safranin Lichtgrün.

44. Spermatocyte nach Beendigung der Wachstumsperiode mit schöner Ausbildung des dünnen, richtungslosen Knäuels. Großer Chromatinnucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

45. Wie 44. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

46. Dünner, richtungsloser Knäuel, zeigt sehr deutlich die Zusammensetzung des Fadens aus einzelnen Körnern. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

47. Beginn der polaren Orientierung. Ein basichromatischer Nucleolus. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

48. Fortschreitende Orientierung des Fadens. Die Grenze zwischen orientiertem und nicht orientiertem Kernteil kommt sehr deutlich zur Geltung. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

49. Fortschreitende Orientierung, zeigt deutlich den Unterschied im Bau des Fadens im orientierten und nicht orientierten Teil des Kernes. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

50. Vollendete polare Orientierung. Der ganze Faden besteht aus kleinen quergestellten Stäbchen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

51. Polargerichteter Knäuel zeigt besonders schön die verschiedene Länge der einzelnen Schlingen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

52. Polargerichteter Knäuel von der Gegenpolseite aus gesehen. Die polare Orientierung kommt hier nicht zur Geltung. Beginn der Ausbildung der seitlichen Ausläufer. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

53. Polargerichteter Knäuel, 5 μ dicker Schnitt, läßt deutlich die Kontinuität des Fadens erkennen. Plasmaleib nur angedeutet. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

54. Wie 53 5 μ dicker Schnitt. Fix. Flemming (tiefste Schicht), Hämatoxylin Heidenhain.

55. Polargerichteter Knäuel, Schnitt durch die Polseite des Kernes, senkrecht zur Verlaufsrichtung der Fadenturen. 36 Fadenquerschnitte. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

56. Polargerichteter Knäuel, läßt sehr deutlich die Kontinuität des Fadens und seine Zusammensetzung aus einzelnen quergestellten Stäbchen erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Haematoxylin Heidenhain.

57. Bildung der seitlichen Ausläufer. Die zentrale Verdickung der Stäbchen ist deutlich zu erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

58. Stärkste Ausbildung der seitlichen Ausläufer, perlschnurartiger Bau des noch vollkommen polar orientierten Fadens. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

59. Dicker, richtungsloser Knäuel, die seitlichen Ausläufer abgeschmolzen, Orientierung nicht mehr zu erkennen, perlschnurartiger Bau des Fadens, deutliche Lininbrücken. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel X.

60. Längsspaltung des Fadens und Zerfall in einzelne Chromosomen. Die Lininbrücken nicht deutlich dargestellt. Fix. Flemming stark, tiefste Schicht des Hodens, Hämatoxylin Heidenhain.

61. Konzentration des Chromatins, Verkürzung und Verdickung der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

62. Spermatocyte nach der Teilung des Fadens in einzelne Chromosomen, von denen 18 nachweisbar sind. Lininbrücken schlecht erkennbar. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

63. Stärkere Konzentration des Chromatins. Oberfläche der Chromosomen wohl als Folge der Fixierung rauh. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

64. Stadium wie Abbildung 63, schlecht differenziert. Die parallelliegenden Chromosomenspalthälften zum Teil durch Farbniederschläge verbunden, so daß unklare Bilder entstehen. Fix. Subl. Eisessig, Haematoxylin Heidenhain.

65. 18 einzelliegende, längsgespaltene Chromosomen, die zum Teil deutlich ihre paarweise Zusammengehörigkeit erkennen lassen. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

66. 18 einzelliegende, längsgespaltene Chromosomen. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

67. Vollendete Konjugation der Chromosomen, 9 ausgebildete Vierergruppen, nur bei einer von ihnen ist der Querspalt noch zu erkennen (rechts oben). Mehrere erscheinen an der Vereinigungsstelle winkelig geknickt. Rekonstruiert aus 3 Schnitten. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

68. Kern unmittelbar vor der ersten Reifungsteilung. Rekonstruiert aus 2 Schnitten, nur der oberste Schnitt ausgezeichnet, die in ihm enthaltenen Chromosomen verdecken die anderen zum Teil. 10 Chromatingebilde, die 2 kleinen unten in der Zelle gelegenen gehören offenbar zu einer Tetrade. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

69. Spermatocyte unmittelbar nach dem Verschwinden der Kernmembran, ein Teil der Tetraden in der Mitte der Zelle zusammengerückt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

70. Prophase der ersten Reifungsteilung, gleich nach dem Verschwinden der Kernmembran, läßt besonders schön die winkelige Knickung der Tetraden an der Vereinigungsstelle der Chromosomen erkennen. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht. Dreifachfärbung nach Flemming.

71. Prophase der ersten Reifungsteilung, winkelige Knickung der Tetraden, Centriolen auseinanderrückend, deutliche Strahlenfigur. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

72. Seitenansicht der Spindel, Einordnung der Vierergruppen im Aequator. Unten typische Form der Tetraden, oben hat das Auseinanderrücken der Längshälften schon begonnen, hier zeigen die Tetraden schon T-Form. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain, Schnittdicke 15 μ.

73—85. Erste Reifungsteilung.

73. Aequatorialplatte in der Polansicht. Oberflächlichste Schicht des Hodens. Fix. Flemming, Hämatoxylin Heidenhain.

74. Erste Reifungsteilung vor dem Einrücken aller Tetraden in die Aequatorialplatte, Polansicht der Spindel. Rechts winkelig geknickte Tetrade. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

75. Aequatorialplatte in Polansicht, läßt den Spalt in den Chromosomen deutlich erkennen. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

76. Aequatorialplatte in Polansicht. Schnittdicke 5 μ. 25 einzelliegende Chromatinklumpen, als Folge der Schnittrichtung, durch die die einzelnen Chromosomen mehrmals getroffen sind. Die verbindenden Chromatinbrücken liegen in anderen Schnitten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

77. Aequatorialplatte in Polansicht wie Abbildung 76. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

Tafel XI.

78. Schnitt durch eine Spindel der ersten Reifungsteilung schräg zur Symmetrieachse. Ein kleiner Chromatinklumpen liegt noch außerhalb der Spindel, sonst sind alle Tetraden schon an die Spindelfasern angeheftet und zeigen die typischen Formen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

79. Spindel in Seitenansicht. Rekonstruiert aus 3 Schnitten, 9 Tetraden. Fix. Flemming, tiefe Schicht des Hodens, Hämatoxylin Heidenhain.

80. Spindel in Seitenansicht. Die sehr starke Schrumpfung der chromatischen Substanz läßt die Zusammensetzung der Tetraden aus 4 einzelnen Chromatingebilden besonders deutlich hervortreten. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Hämatoxylin Heidenhain.

81. Spindel in Seitenansicht. Die in der Mitte der Zelle liegende Vierergruppe zeigt Rautenform, zu beiden Seiten T-förmige Tetraden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

82. Diakinese, die Tetraden zeigen Oesenform. Die blaß gezeichneten unter ihnen, die in der Mitte gelegen sind, lassen deutlich die ungleiche Länge der beiden konjugierten Chromosomen erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

83. Letztes Stadium der Diakenise, nur noch eine Tetrade ösenförmig, im übrigen die Trennung vollzogen, Chromosomen auf die Tochtersterne verteilt. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

84. Tochtersternbildung in Seitenansicht. An jedem Pol liegen 18 einzelne Chromatingebilde, die sich jedoch zum Teil gegenseitig decken. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

85. Etwas weiter vorgerücktes Stadium der Tochtersternbildung, Chromosomen liegen locker, an jedem Pol 18 Chromatingebilde paarweise parallel gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

86. Zusammenrücken der Chromosomen im Tochterstern. Schnittdicke 5 μ. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

87. Abschnürung der Präspermatiden, Zwischenkörperbildung. Die Chromosomen rücken in die Mitte der Tochterzellen, noch eng aneinander gelagert. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

88—100. Präspermatiden.

88. Auflockerung der Chromosomen, die noch typische Lagerung gegen das Polfeld zu zeigen. Zwischenkörper durch Färbung etwas entstellt, Centriolen gut erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

89. Stadium, ähnlich wie Abbildung 88, sehr lockere Lagerung der Chromosomen, in der oberen Zelle das Centriol erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

90. Vollzogene Abschnürung der Präspermatiden. Beginn der Ausbildung der Kernmembran, Auflockerung der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

91. Präspermatide im gleichen Stadium wie 90 in Polansicht. 18 Chromosomen in typischer Lagerung. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

92. Präspermatide unmittelbar nach Ausbildung der Kernmembran. Chromosomen deutlich erkennbar, jedoch nicht mehr gut gegeneinander abgegrenzt. Centriol gespalten, Zone körnig. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

93. Beginn der Chromatinverteilung auf die Lininfäden. Chromosomen als grobe, längliche Klumpen erkennbar. Centriol gespalten, Zone nicht erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

94. Fortschreitende Verteilung des Chromatins, die einzelnen Chromosomen noch als abgrenzbare Körnerhaufen erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

95. Vollkommene Ausbildung des Präspermatidenkernes. Die Bezirke der einzelnen Chromosomen kaum abgrenzbar, nur in der Mitte des Gesichtsfeldes deuten einige dichtere Haufen von Chromatinklumpen die Lage einzelner Chromosomen an. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

96. Beginn der Concentration des Chromatins auf die Chromosomen. Centriolen gespalten, Chromosomen nicht darstellbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

Tafel XII.

97. Fortschreitende Concentration des Chromatins auf die Chromosomen, die nunmehr wieder deutlich als Einzelindividuen zu erkennen sind. Deutliche Lininbrücken, Kernmembran beginnt zu schwinden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

98. Das Chromatin ist wieder vollkommen auf die Chromosomen konzentriert, diese zeigen den nämlichen Bau wie vor ihrem Undeutlichwerden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

99. Chromosomen in typischer Lagerung mit freien Enden gegen die Oberfläche des Kernes zu. Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming.

100. Verschwinden der Kernmembran, Chromosomen in der ganzen Zelle verteilt, deutliche paarweise Anordnung. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 9, S. 219.)

101—121. Zweite Reifungsteilung.

101. Stadium wie Abbildung 94, Chromosomen unter dem Einfluß der Fixierung sehr stark geschrumpft, zeigen deutliche paarweise Zusammengehörigkeit. (Rekonstruiert aus 2 Schnitten.) Fix. Flemming, oberflächlichste Schicht, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema Textabb. 10, S. 219.)

102. Präspermatide gleich nach dem Zerfall der Kernmembran, die Lininfäden, welche die Chromosomen miteinander verbinden, sind noch erhalten. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

103. Verkürzung und Verdickung der Chromosomen (18 an der Zahl), Zusammenrücken in der Mitte der Zelle. Fix. Subl. konzentriert, Hämatoxylin Heidenhain. (Schema in Textabb. 11, S. 221.)

104. Aequatorialplatte in Polansicht, deutliche paarweise Lagerung der 18 Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 12, S. 222.)

105. Aequatorialplatte in Polansicht, 18 Chromosomen deutlich erkennbar, gegenseitige Lagerung jedoch nicht so klar wie in Abbildung 104. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming. (Schema in Textabb. 13, S. 222.)

106. Zusammenrücken der Chromosomen in der Aequatorialplatte, durch ihre dichte Lagerung verliert das Zellbild an Uebersichtlichkeit. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

107. Aequatorialplatte in Polansicht, unmittelbar vor der Diakinese. Der Spalt, welcher die beiden Chromosomen eines Paares trennt, ist in dieser Ansicht nicht zu erkennen, da die beiden Gebilde jeden Paares im Schnitt übereinander liegen. Fix. Carnoy, Hämatoxylin Heidenhain.

108. Spindel in schräger Richtung zur Symmetrieachse geschnitten, läßt deutlich die paarweise Lagerung der Chromosomen erkennen. Schnittdicke 15 μ. Fix. Subl. Eisessig, Safranin.

109. Spindel in Seitenansicht, 18 Chromosomen zu 9 Paaren vereinigt. Lagerung der Chromosomen mit der Längsachse senkrecht zum Verlauf der Spindelfasern, nur in der Mitte ein Paar endweise aneinander gelegt, parallel zu ihnen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

110. Beginnende Diakinese, Schnittdicke 5 μ, Chromosomen zum Teil zerschnitten, daher ihre Zahl nicht genau feststellbar. Die Trennung der Chromosomen im linken Abschnitt der Zelle noch nicht beendet. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

111. Vollzogene Diakinese, Zelle schräg getroffen, Teile der am oberen Pol liegenden Chromosomen finden sich auf dem nächsten Schnitt. An jedem Pol 9 Chromosomen, ganz unten rechts ein hufeisenförmiges. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

112. Diakinese, die Chromosomen auf alle Abschnitte der Spindel verteilt. Fix. Flemming, Dreifachfärbung nach Flemming.

113. Tochtersterne in Seitenansicht, Schnittdicke 15 μ, keine genaue Feststellung der Chromosomenzahl möglich, da sich die Einzelgebilde zu stark überlagern. Am unteren Pol 9 Chromosomen erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

114. Tochterstern in Polansicht. Deutlich 9 Chromosomen erkennbar, 2 davon hufeisenförmig, eines links, sehr klein. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

115. Zusammenrücken der Chromosomen in typischer Lagerung. Centriol deutlich sichtbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

116. Starkes Zusammenrücken der Chromosomen, Polfeld gut erkennbar. Zwischenkörperbildung, Abschnürung der Tochterzellen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

117. Vollzogene Abschnürung der Tochterzellen, Zwischenkörperbildung, starkes Zusammenrücken der Chromosomen. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

118. Allerstärkstes Zusammenrücken der Chromosomen. In beiden Tochterkernen keinerlei Einzelheiten mehr erkennbar. Fix. Subl. Eisessig, Hämatoxylin Heidenhain.

119. Auflockerung der Tochterkerne, die einzelnen Chromosomen wieder erkennbar, Auftreten der Lininbrücken. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

120—125. Spermatiden.

120. Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

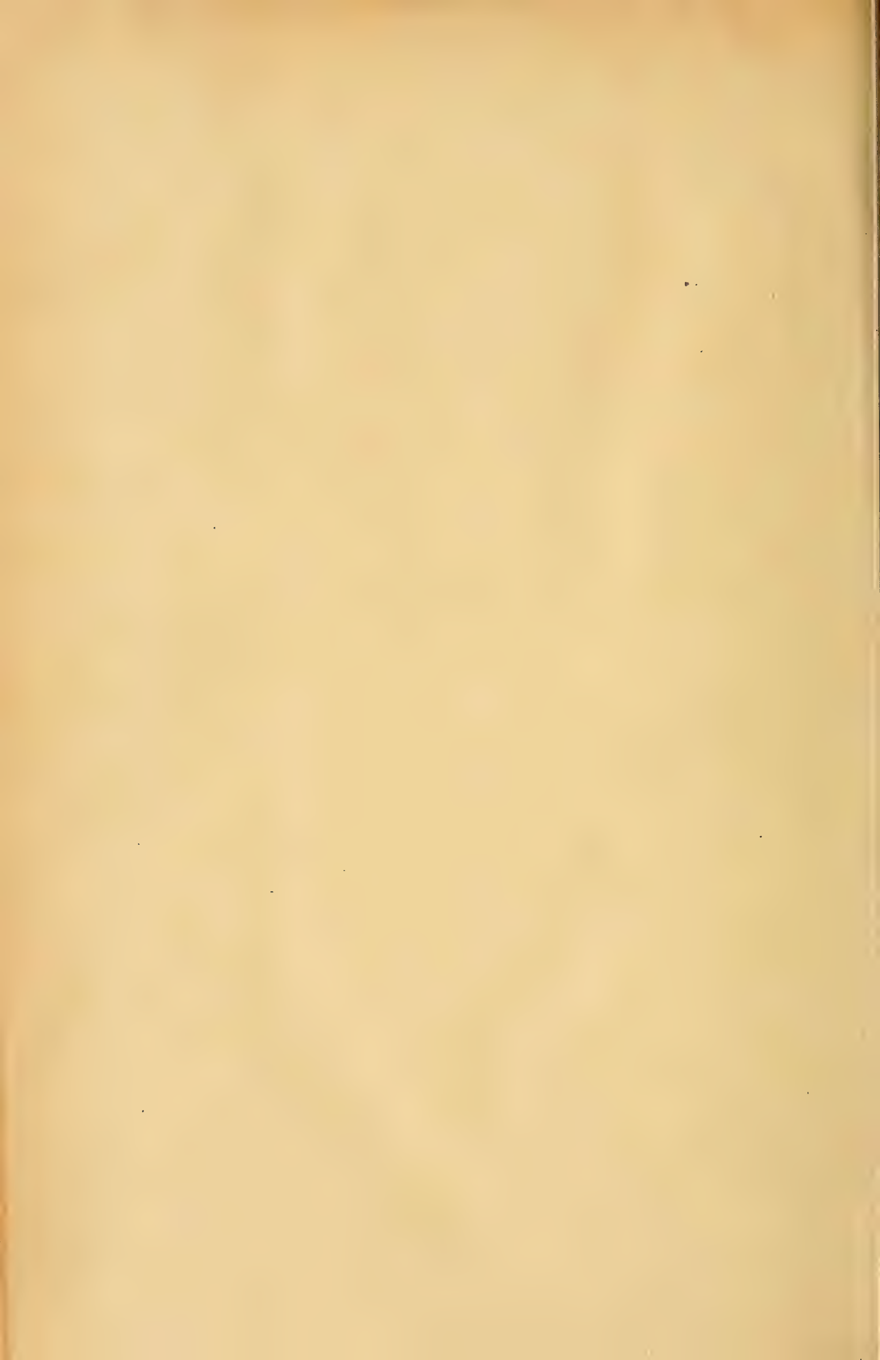
121. Etwas weiter in der Ausbildung fortgeschritten als 120, jedoch noch keine Kernmembran zu erkennen. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

122. Ausbildung der Kernmembran, weitere Verteilung des Chromatins. Fix. Subl. Eisessig, Safranin.

123. Ausbildung der Kernmembran. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

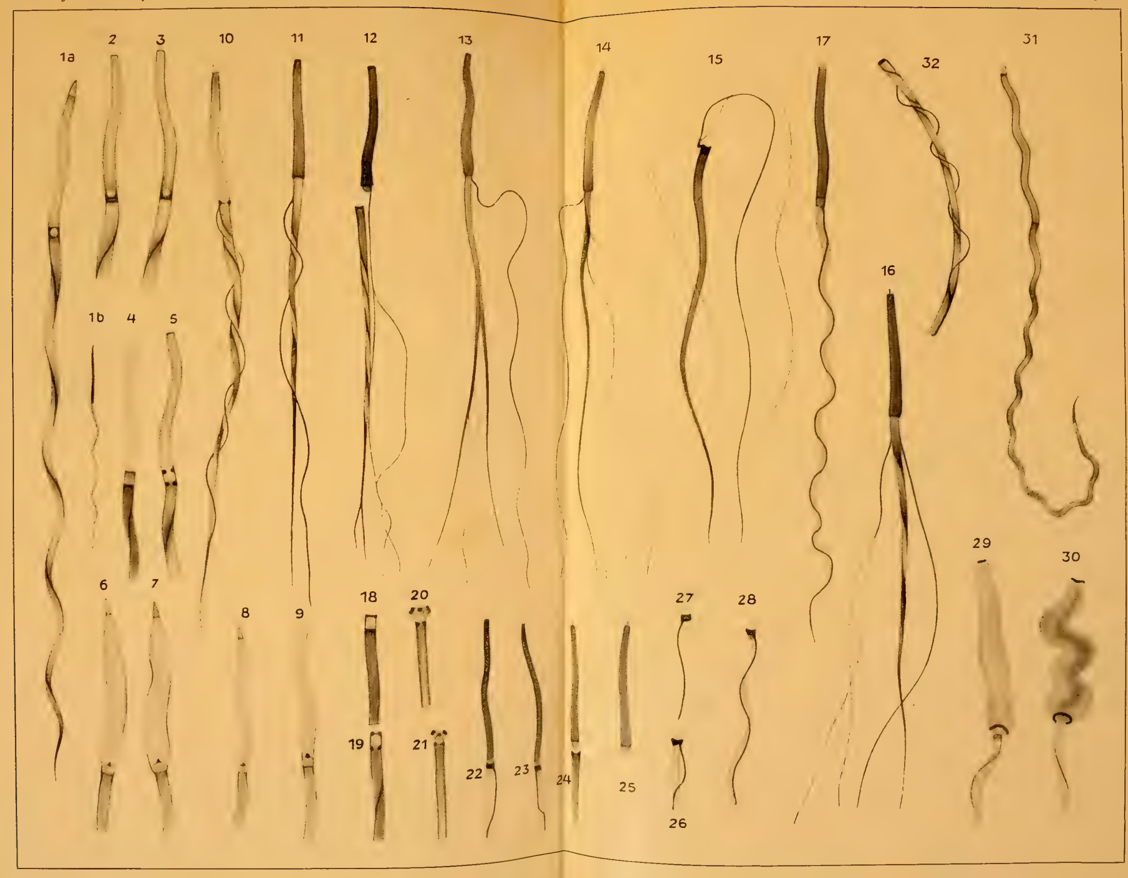
124. Kernvergrößerung, stärkere Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden, beginnende Nukleolenbildung. Fix. Subl. Eisessig, Dreifachfärbung nach Flemming.

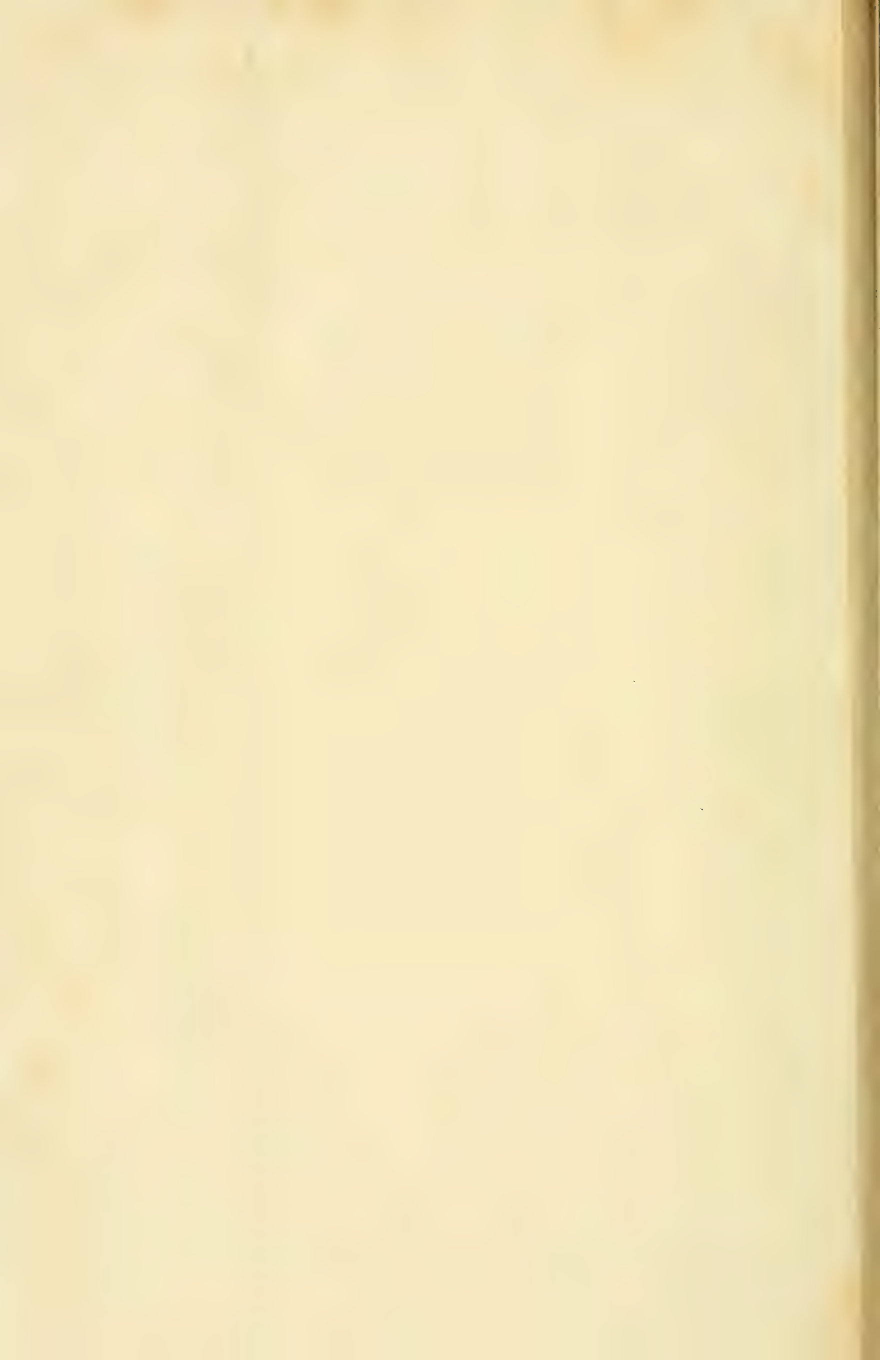
125. Fertige Spermatide am Ende der Spermatocytogenese. Fix. Subl. Eisessig, Haematoxylin Heidenhain.








1a
2
3
10
11
12
13
14
15
17
32
31
1b
4
5
16
6
7
8
9
18
20
27
28
29
30
19
21
22
23
24
25
26

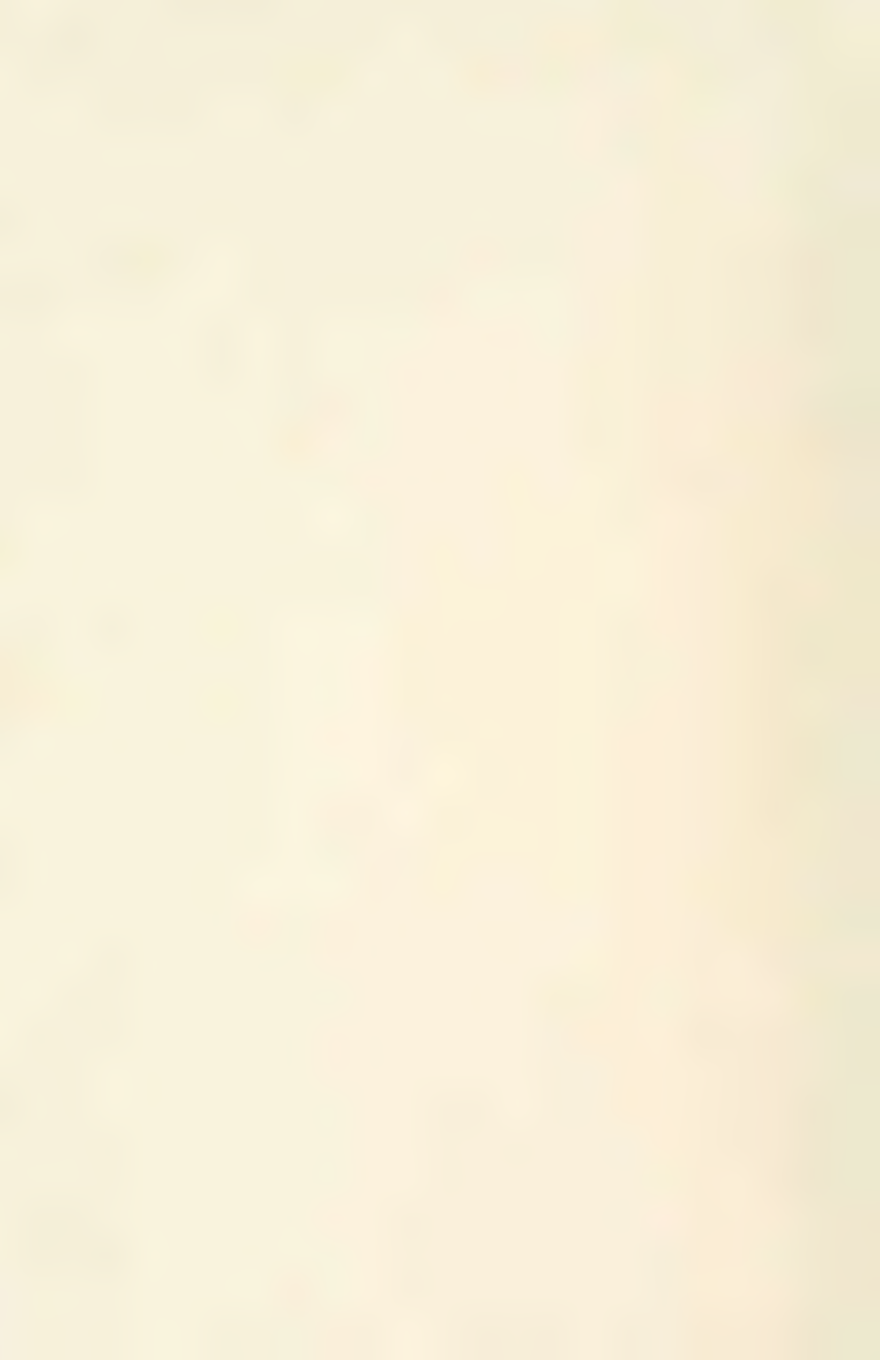


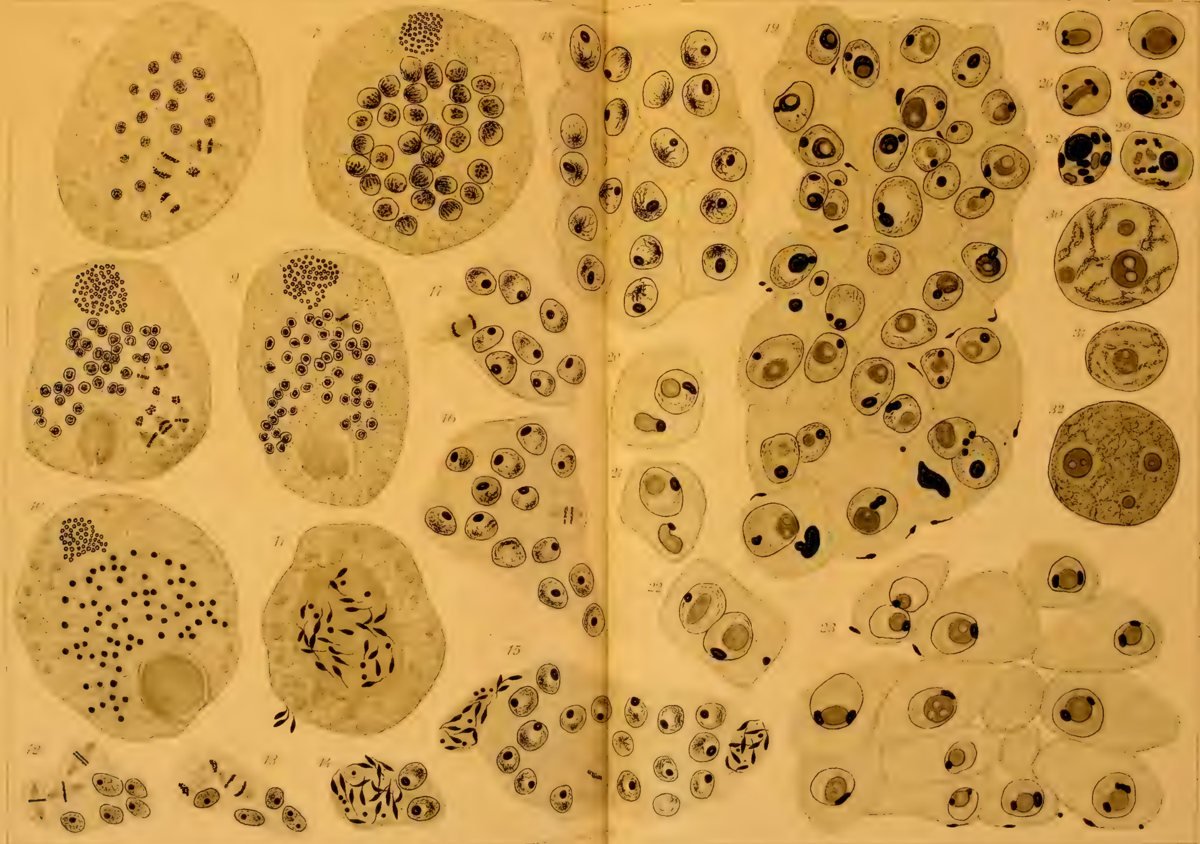


Engels Fig. 1, Schönberg Fig. 2-5 gez.



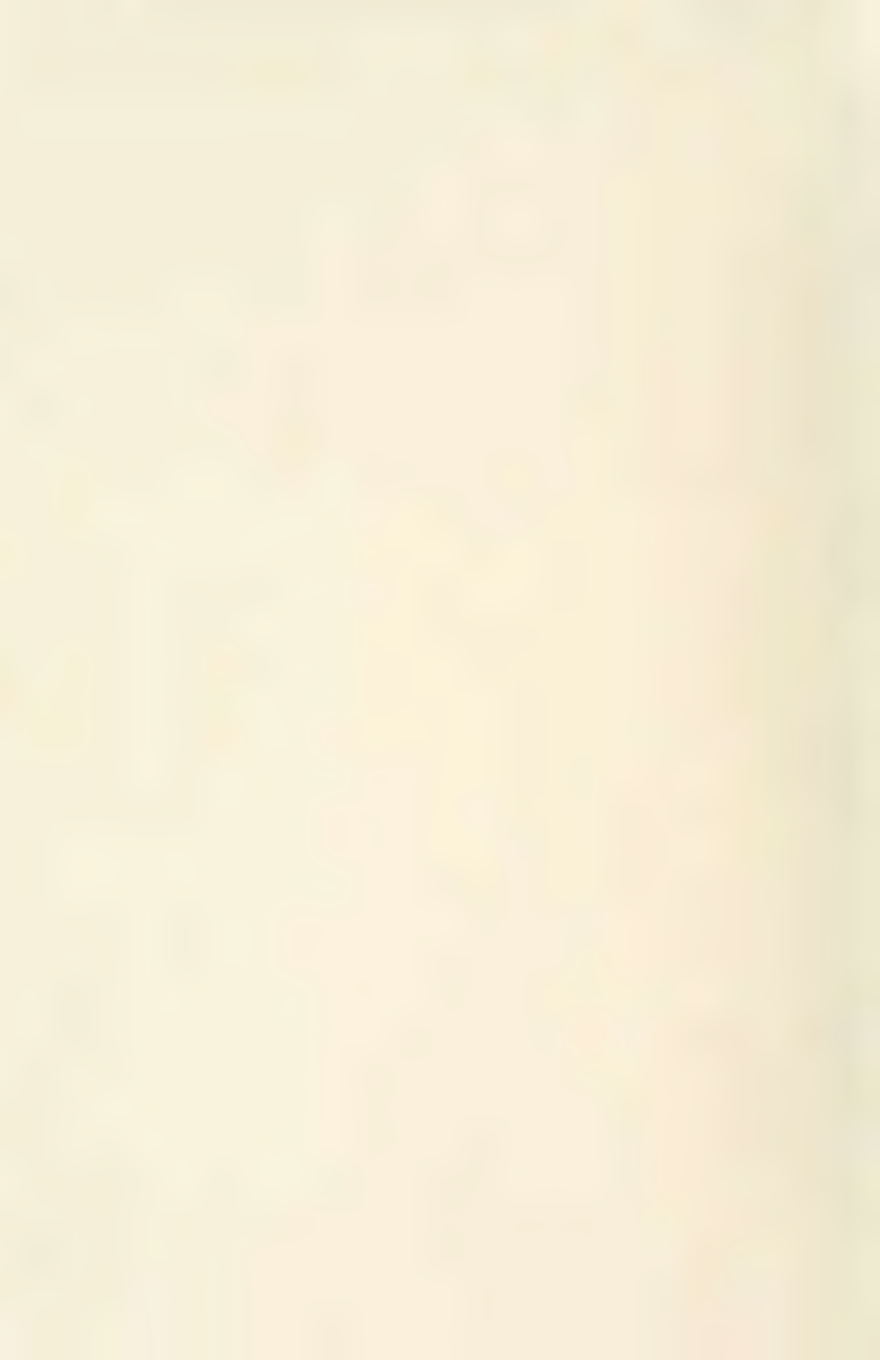


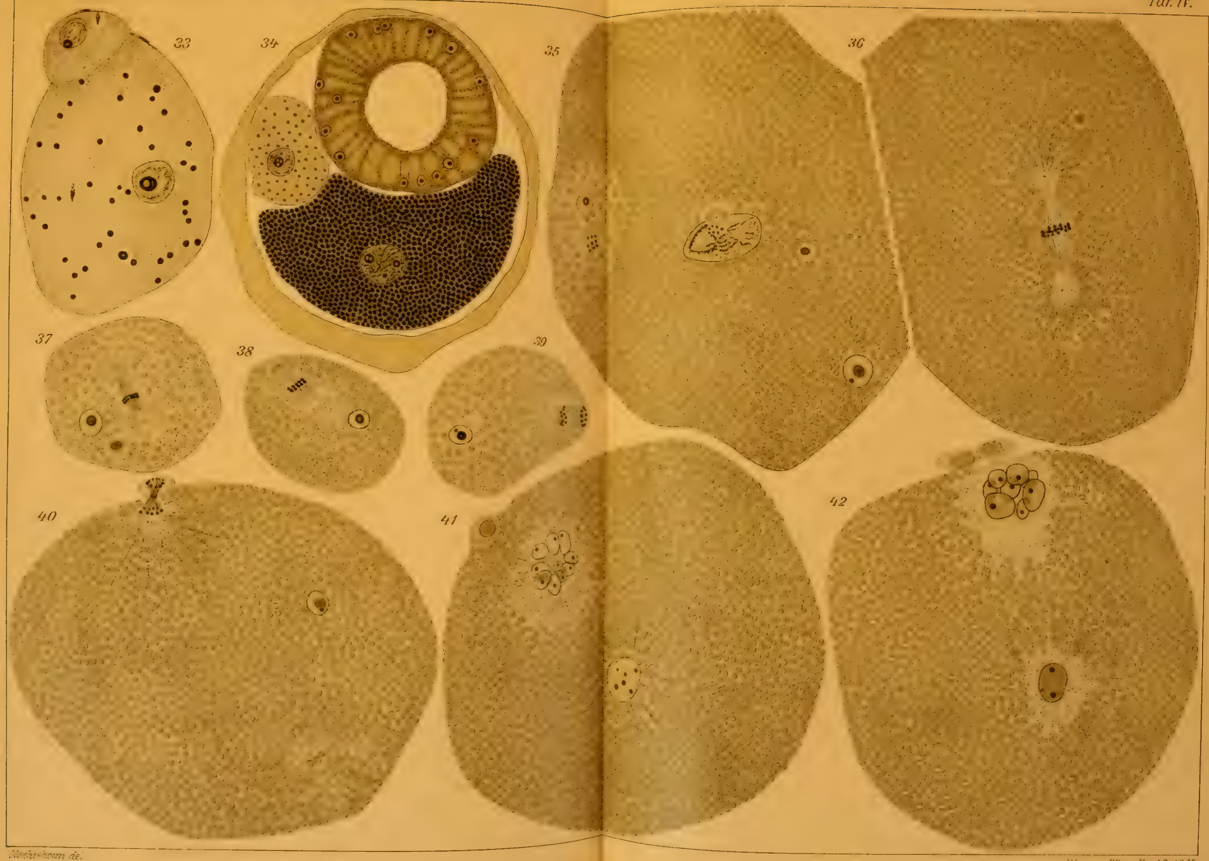






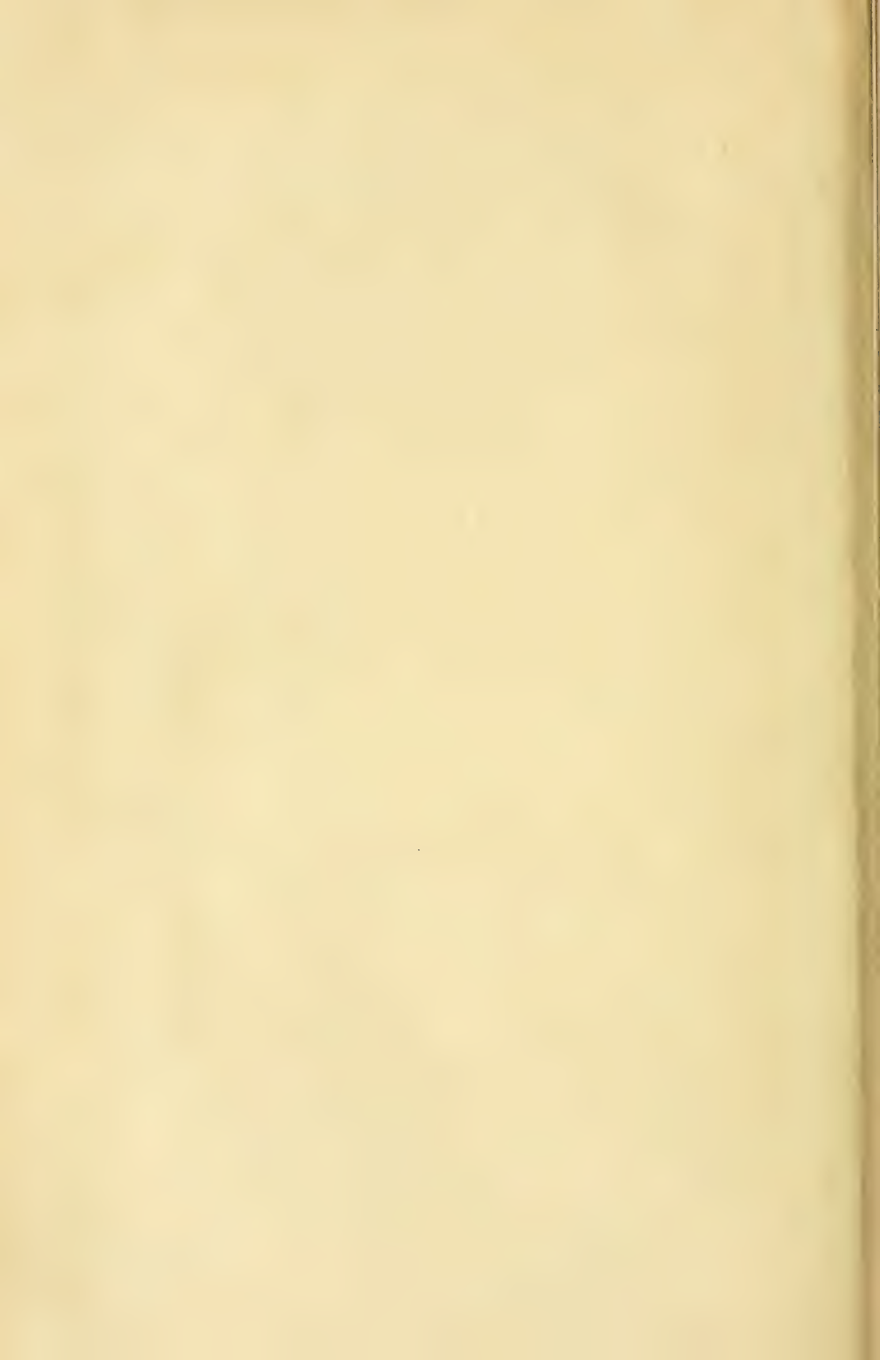






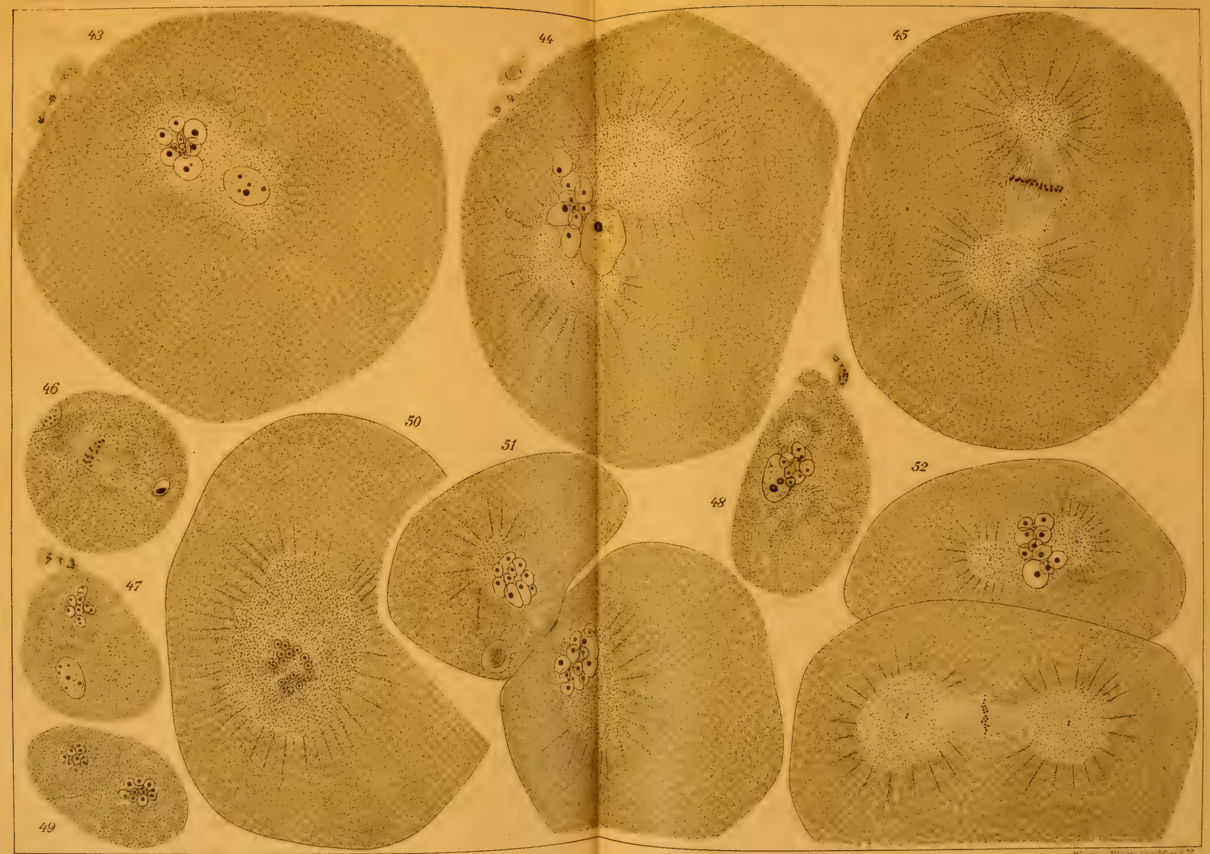
Nachtsheim del.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

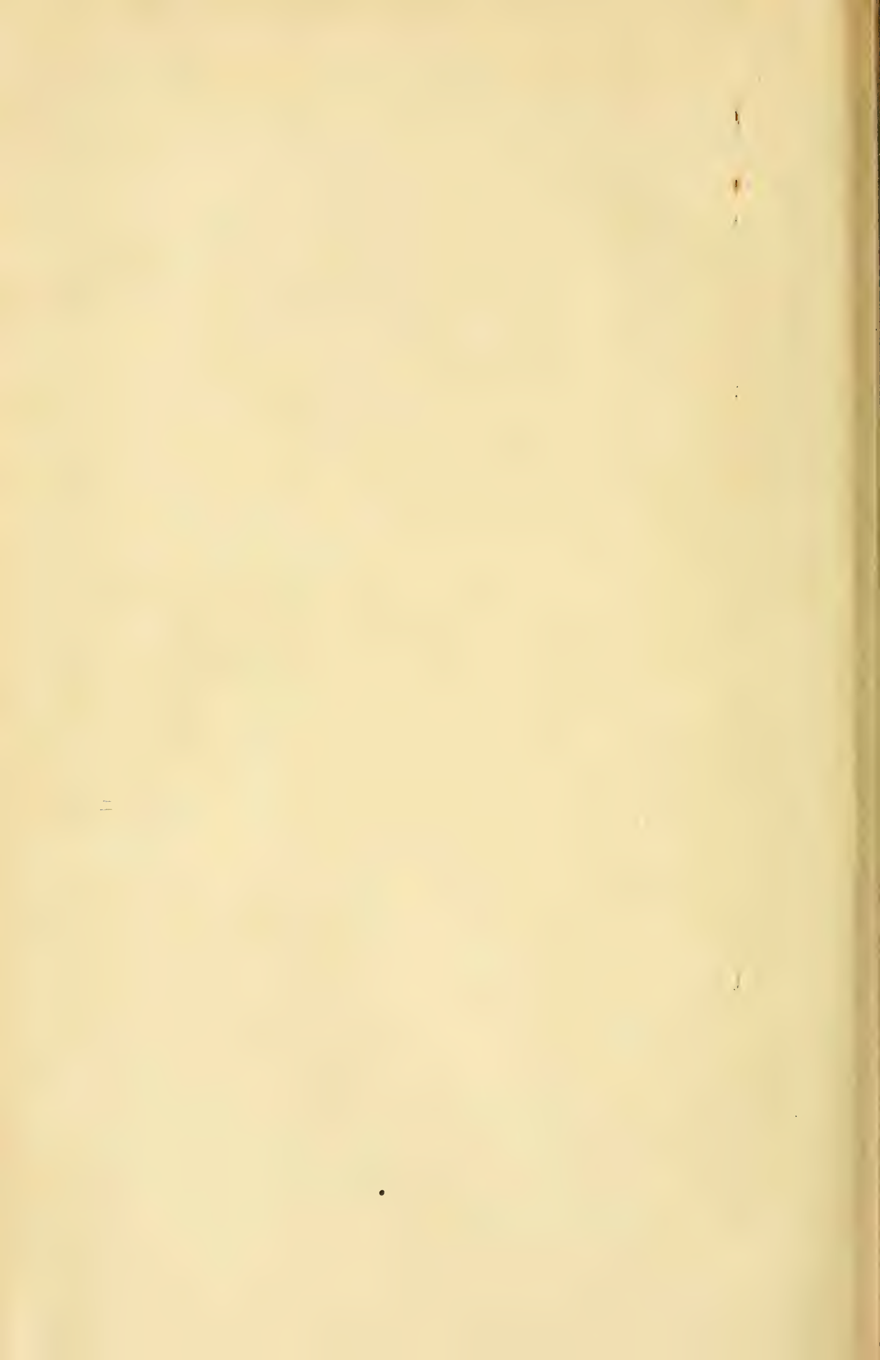






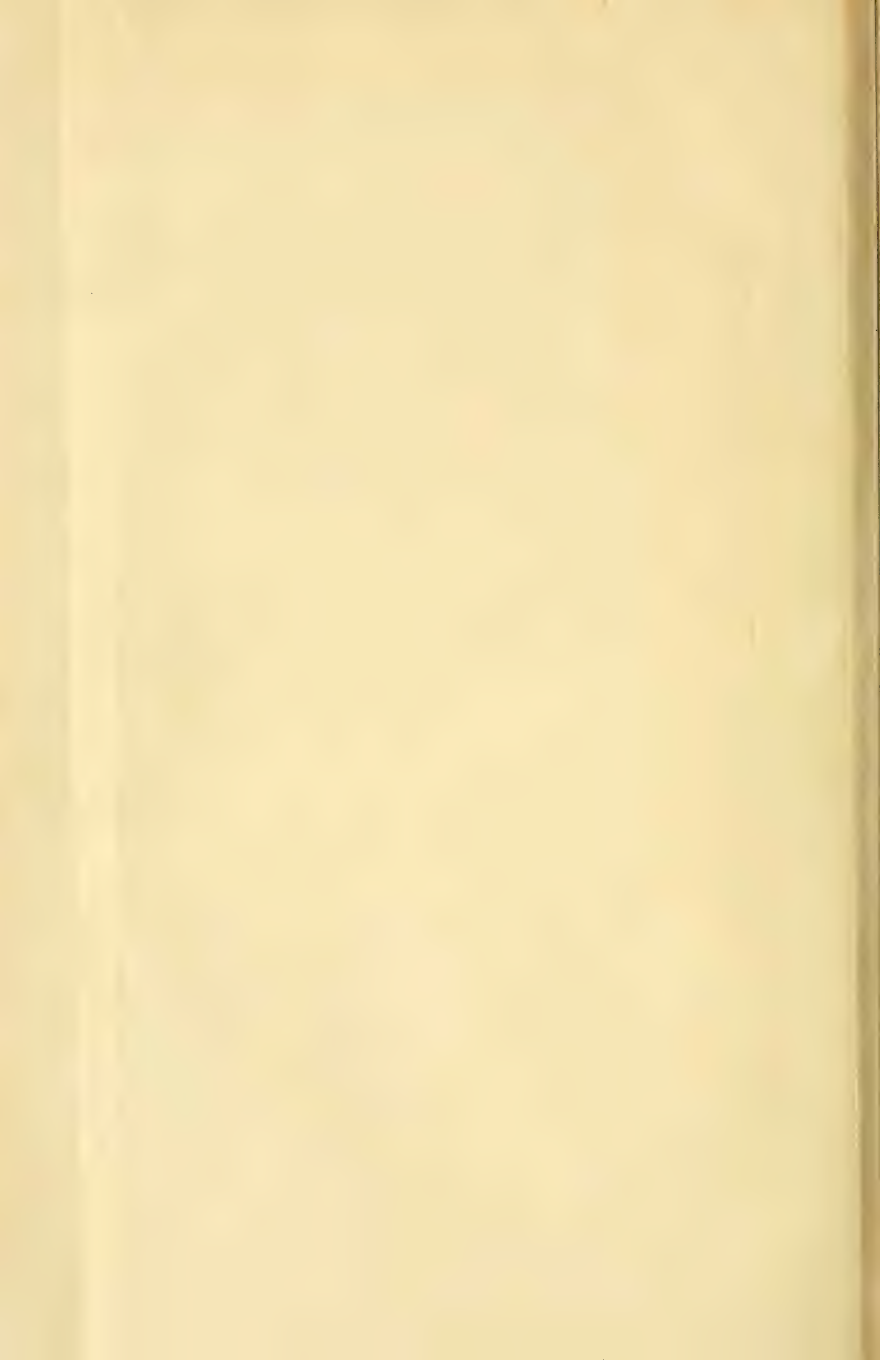


Nachtsheim del.





B. Nereshebner gez.

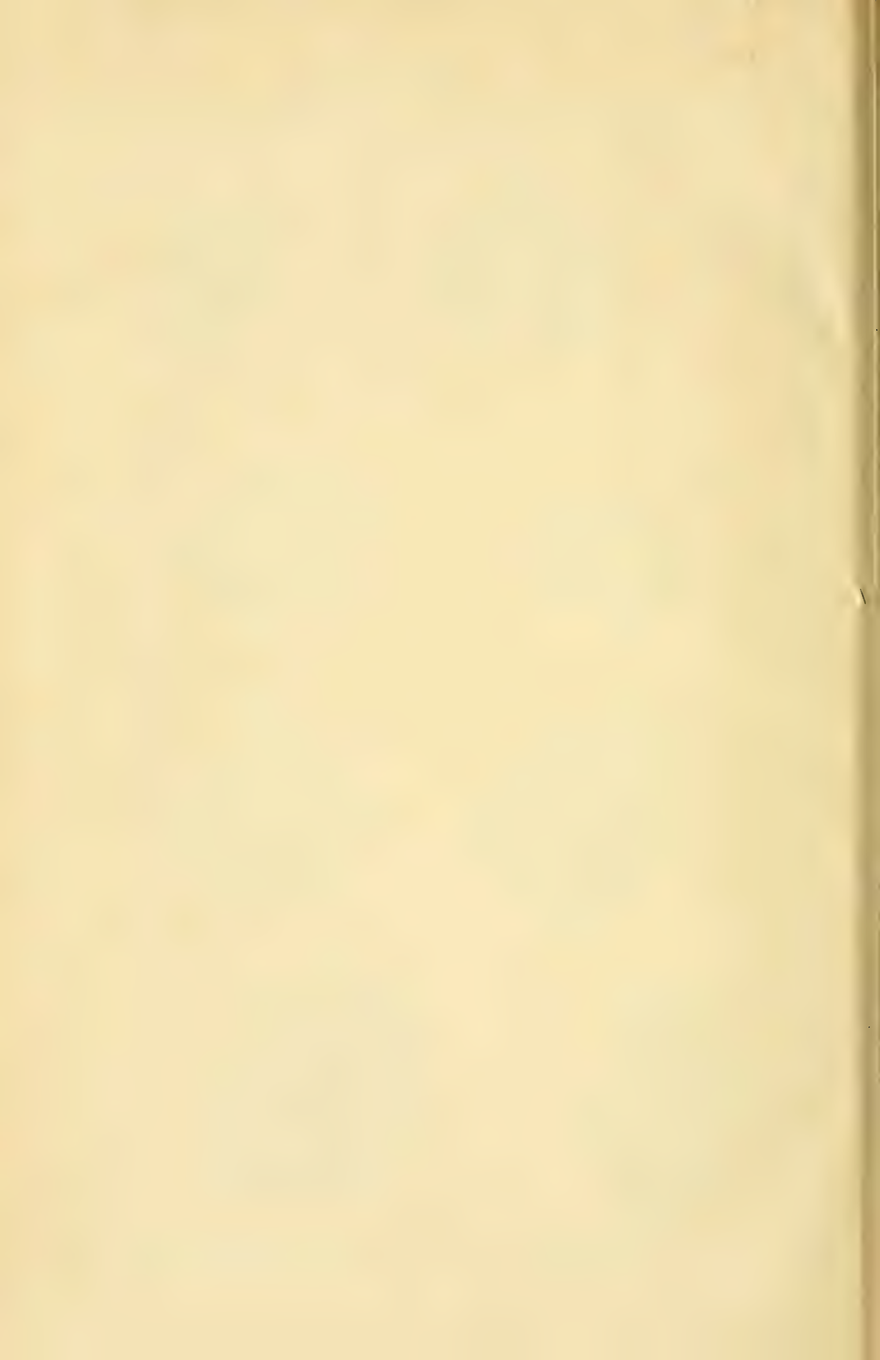






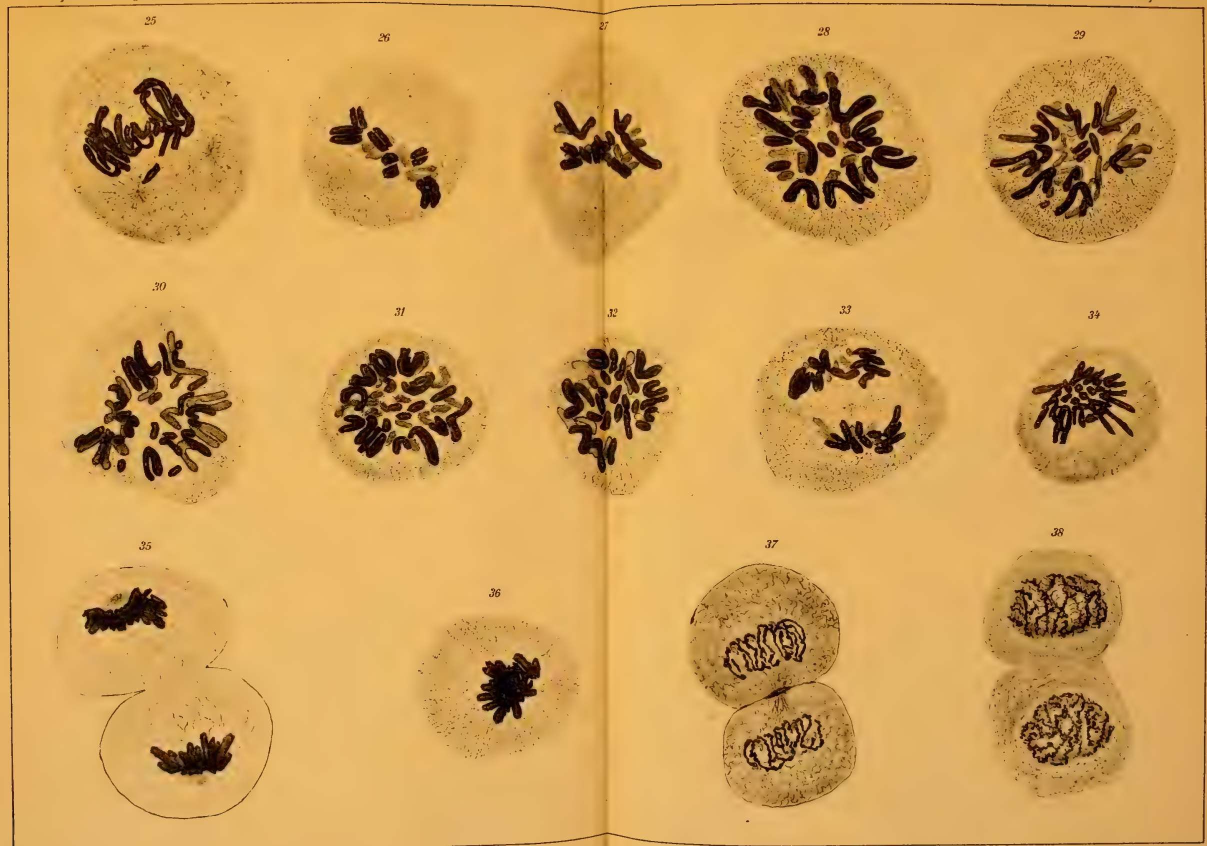


Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.





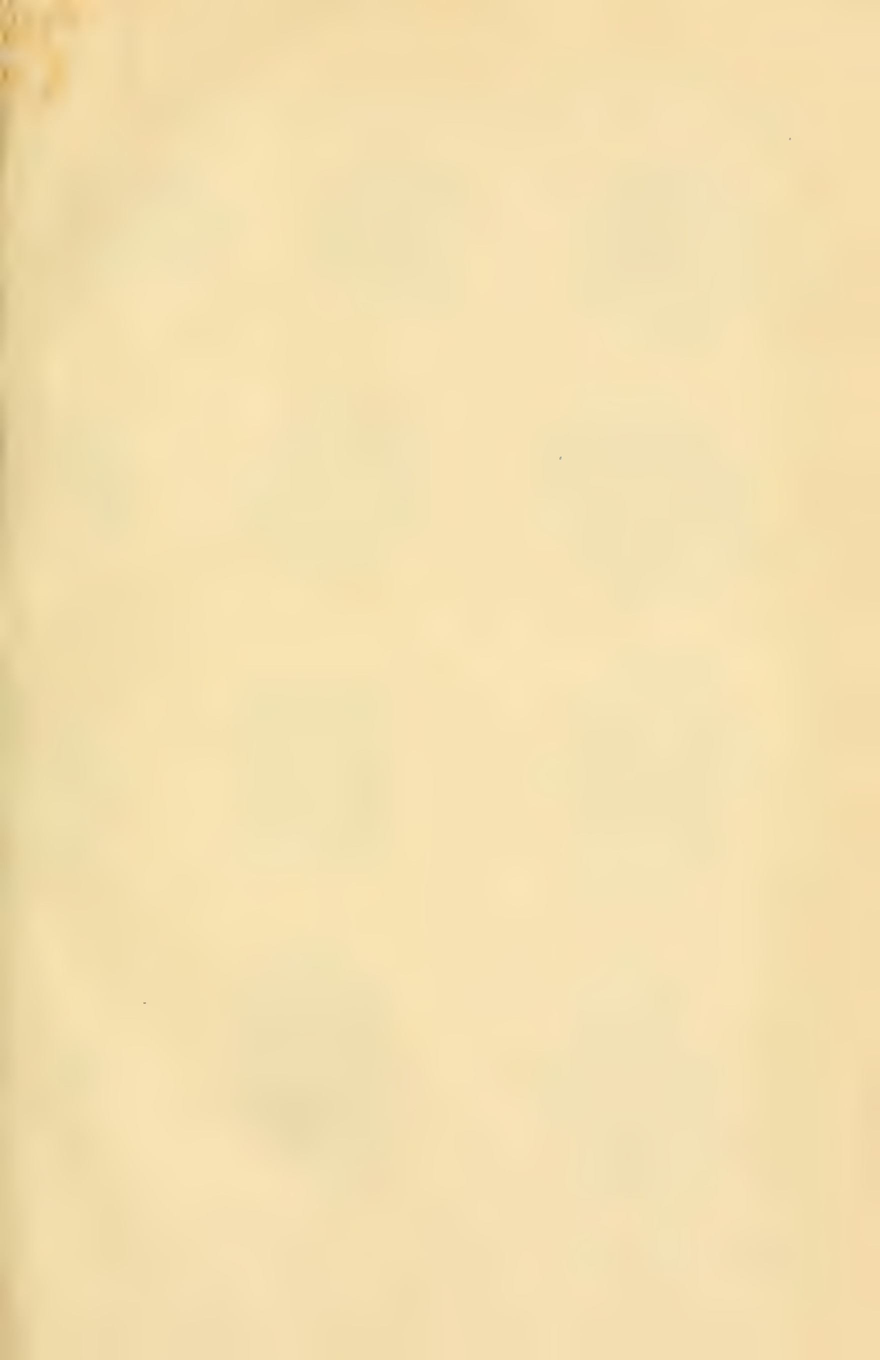




F. Stieve gez.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.









H. Stieve gez.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.







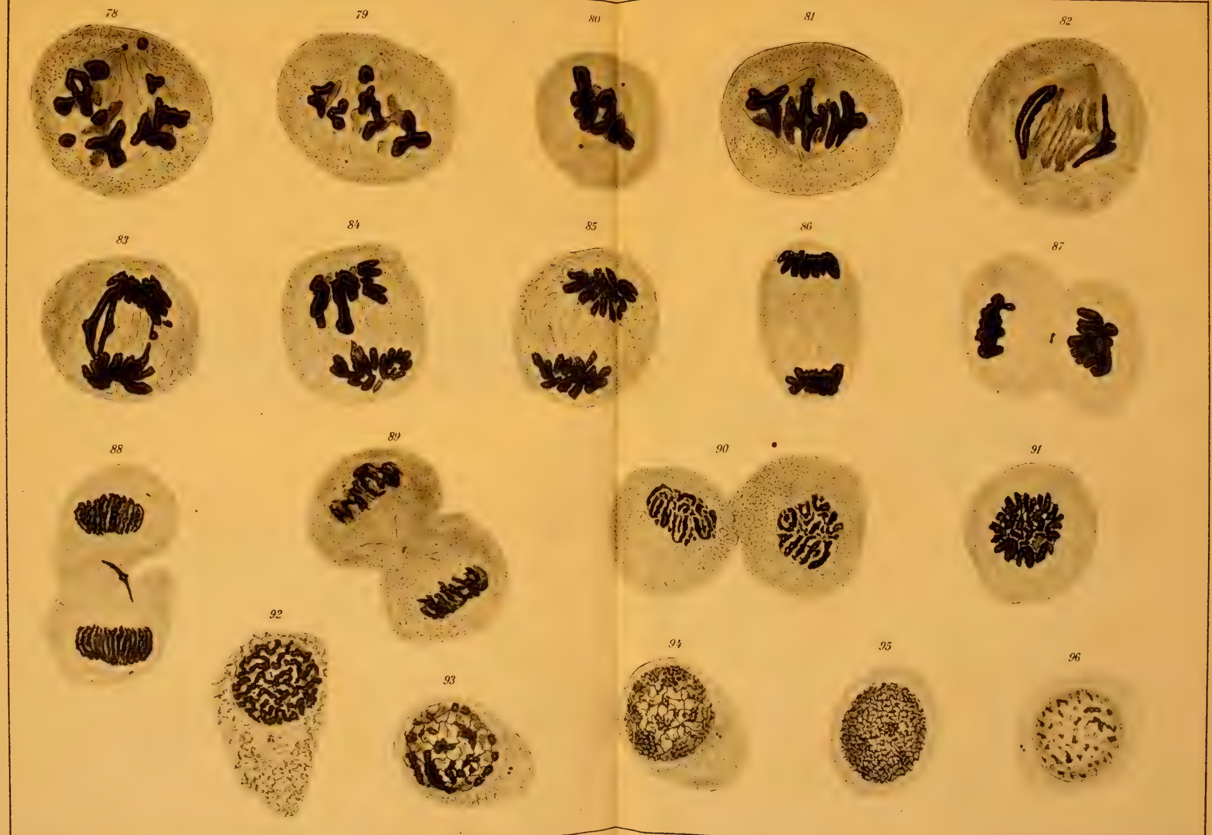


Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.





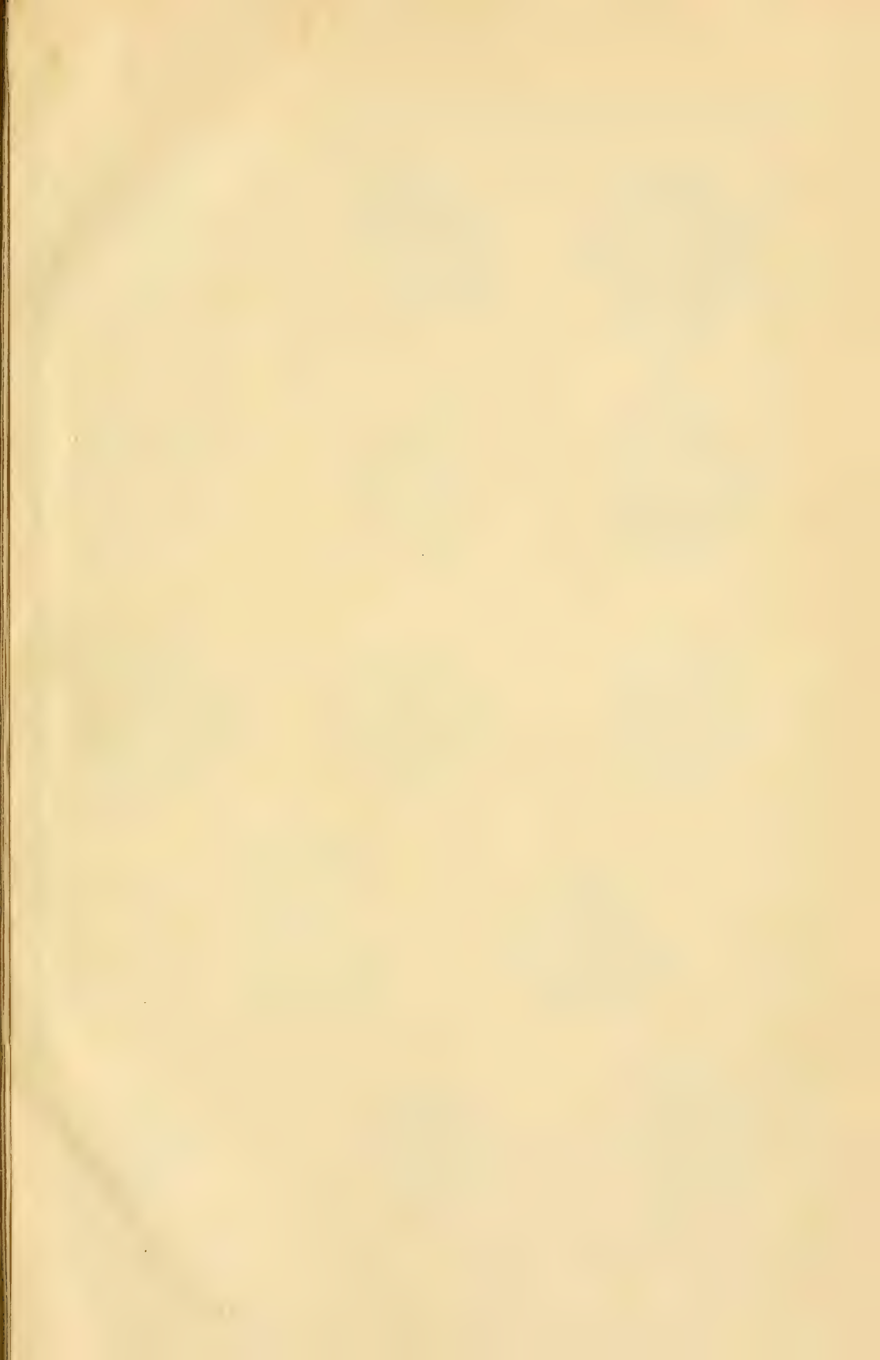




H. Stieve gez.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.









H.Stieve gez.

Lith. Anst. v. Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

